

ΤΕΙ ΜΕΣΟΛΟΓΓΙΟΥ
ΣΤΕΓ
ΤΜΗΜΑ ΙΧΘΥΟΚΟΜΙΑΣ-ΑΛΙΕΙΑΣ

Η ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΩΝ ΔΙΑΙΤΗΤΙΚΩΝ ΛΙΠΑΡΩΝ ΣΤΗ
ΣΥΣΤΑΣΗ ΤΟΥ ΣΩΜΑΤΟΣ ΤΩΝ ΕΚΤΡΕΦΟΜΕΝΩΝ ΨΑΡΙΩΝ

ΠΤΥΧΙΑΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ
ΔΗΜΟΠΟΥΛΟΣ ΔΗΜΗΤΡΙΟΣ
ΛΑΓΟΥΔΑΚΗΣ ΝΕΚΤΑΡΙΟΣ

ΥΠΕΥΘΥΝΗ ΕΡΓΑΣΙΑΣ
ΑΛΚΗΣΤΙΣ-ΧΡΥΣΑΝΘΗ ΠΑΡΠΟΥΡΑ
ΕΠΙΚΟΥΡΗ ΚΑΘΗΓΗΤΡΙΑ

Τ.Α. ΜΕΣΟΛΟΓΓΙΟΥ
ΠΩΣΕΩΣΗ -
of Envelope 544

ΜΕΣΟΛΟΓΓΙ 1995

ΒΙΒΛΙΟΘΗΚΗ
ΤΕΙ/Μ

Ευχαριστίες

Η πραγματοποίηση της παρούσας εργασίας στηρίχθηκε στην καθολική βοήθεια της καθηγητριάς μας Α.Χ. Παπούρα που υπήρξε η κύρια υπεύθυνη για την επίβλεψη και καθοδήγησή μας στη συλλογή και σύνταξη των πληροφοριών στα πλαίσια της συγκρότησης της πτυχιακής μας εργασίας.

Περιεχόμενα

Ευχαριστίες

Σημειώσεις

1. Εισαγωγή	σελ .6
1.1 Λιπαρά-Ψάρια	6
1.2 Λίπη και Λιπίδια	8
1.3 Χημική σύσταση	8
1.4 Λιπάσες	12
1.5 Φωσφολιπίδια	13
1.6 Κύκλος νιτρικού οξέως	15
1.7 Ένζυμα διάσπασης φωσφολιπιδίων	15
2. Πέψη Απορρόφηση Εναπόθεση	
2.1 Πέψη	19
2.2 Απορρόφηση	22
2.3 Μεταφορά στους εξωηπατικούς ιστούς	22
3. Μεταβολισμός	
3.1 Βιοσύνθεση	25
3.2 Κινητοποίηση των αποθεμάτων λίπους	32
3.3 Οξειδωση των λιπαρών οξέων	35
3.4 Διαιτητική ενέργεια	38
4. Διαφορές στην σύσταση των λιπαρών οξέων στα ψάρια	42
4.1 Ψάρια θαλασσινού και γλυκού νερού	42
4.2 Ψάρια θερμών και κρύων υδάτων	42
4.3 Οι επιδράσεις του βάθους και της πίεσης στα λίπη	44
4.4 Εποχιακές διακυμάνσεις	44
4.5 Επιρροή της αναπαραγωγής στην σύνθεση των λιπαρών οξέων	45
4.6 Επιδραση της διατροφής στην σύσταση των λιπαρών οξέων	46
5. Υδάτινα διατροφικά πλέγματα	
5.1 Θαλάσσια διατροφικά πλέγματα	55
5.2 Τροφικά πλέγματα γλυκών νερών	59

6. Τα λίπη στην διατροφή των ψαριών	σελ.
6.1 Απαραίτητα λιπαρά οξέα των ψαριών	64
6.2 Συμπτώματα έλλειψης λιπαρών οξέων και Παθολογία	70
6.3 Τροποποιήσεις των λιπών της δίαιτας κατά τον μεταβολισμό	73
6.4 Πολυακόρεστα λιπαρά οξέα σαν EFA	74
6.5 Ο ρόλος των λιπαρών οξέων	76
6.6 Αυτοξείδωση	81
7. Εμβρυογέννεση και ανάπτυξη στα πρώτα στάδια	
7.1 Αυγά	87
7.2 Μεταβολισμός των λιπών κατά την διάρκεια της εμβρυικής και πρώτων σταδίων ανάπτυξης	89
7.3 Δίαιτες προνυμφών	91
8. Γενικά Συμπεράσματα	98
Περίληψη	101
Βιβλιογραφία	102

Σκοπός

Τα τελευταία χρόνια έχει παρατηρηθεί μια έντονη ανάπτυξη στην δραστηριότητα των υδατοκαλλιεργειών στην Μεσόγειο με σκοπό την κάλυψη των ανθρωπίνων αναγκών σε πρωτεΐνες υψηλής διαιτητικής αξίας όπως τα ψάρια.

Οι λόγοι αυτής της ραγδαίας εξέλιξης είναι τόσο το γεγονός ότι τα αλιευτικά αποθέματα συνεχώς μειώνονται με αποτέλεσμα την ελλειπή ανταπόκρισή τους στις σημερινές καταναλωτικές απαιτήσεις όσο και σε μια γενικότερη τάση που επικρατεί στο να προτιμούνται τροφές πιο υγιεινές και απαλλαγμένες από πολλά ζωικά λιπαρά.

Το ευρύ κοινό στην χώρα μας έχει ήδη πληροφορηθεί για την πρόληψη ασθενειών (καρδιαγγειακές κ.τ.λ.) από την κατανάλωση ψαριών και ορισμένων ιχθυέλαιων. Αυτό οφείλεται στην ευεργετική επίδραση των πολυακόρεστων λιπαρών οξέων (PUFA) της σειράς ω3 τα οποία επίσης αποτελούν και βασικά συστατικά της διατροφής των ψαριών.

Στην παρούσα μελέτη γίνεται μια εκτενέστερη ανάλυση στην φύση και χημική δομή των λιπών, στην επιδρασή τους σαν διαιτητικές μονάδες, και τις βιολογικές διεργασίες που λαμβάνουν χώρα για την πρόσληψη, αφομίωση και εκμετάλλευσή τους στα ψάρια από το στάδιο των αυγών έως το στάδιο των ενήλικων ατόμων.

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

I.1 Λιπαρά - Ψάρια

Η βιοχημική σύσταση των αλιευμάτων παρουσιάζει μια μεγάλη ποικιλότητα όχι μόνο ανάμεσα στα διάφορα είδη , αλλά και μεταξύ των αλιευμάτων που ανήκουν στο ίδιο είδος. Η βιοχημική σύσταση των ψαριών του ίδιου είδους εξαρτάται από την γεωγραφική κατανομή , την εποχή του έτους , την ηλικία , το μέγεθος και την ανάπτυξη.

Τα βασικά συστατικά της σάρκας των αλιευμάτων κατά τάξη μεγέθους είναι: νερό , πρωτεΐνες , λίπη , αζωτούχες μη πρωτεϊνούχες ενώσεις και τα ανόργανα άλατα.

Στην συγκεκριμένη εργασία θα ασχοληθούμε με τα λίπη την πιο αμφιλεγόμενη ουσία στη διατροφή του σύγχρονου ανθρώπου.

Η ποσότητα του λίπους στα ψάρια διαφέρει ανάλογα με το είδος και την εποχή και εξαρτάται από την διατροφή του ψαριού. Το ποσοστό του λίπους στο ψάρι κυμαίνεται από 0,5 -22%.

Τα ψάρια ανάλογα με την λιποπεριεκτικότητά τους διακρίνονται σε:

α. Άπαχα: Είναι τα ψάρια που έχουν λίπος κάτω από 3% (πέρκα , χάνος , γλώσσα , τσιπούρα , λαβράκι , γριβάδι , λούτσος , μπακαλιάρος).

β. Ημιλιπαρά: Είναι τα ψάρια που έχουν λίπος από 3-8% (σιουμπρί , ρέγγα).

γ. Λιπαρά: Είναι τα ψάρια που έχουν λίπος πάνω από 8% (σαρδέλλα , σολομός , χέλι , τόνος).

Τα λίπη των θαλασσινών ψαριών είναι πλούσια σε πολυακόρεστα λιπαρά οξέα με 20 και 22 άτομα άνθρακα και με 5 έως 6 διπλούς δεσμούς. Τα λίπη αυτά έχει αποδειχθεί ότι έχουν την ιδιότητα να κατεβάσουν τα τριγλυκερίδια στον ορό του αίματος όταν χρησιμοποιούνται για τροφή του ανθρώπου.

Στο υψηλό επίπεδο του πολυακορεσμού , που παρατηρείται στα λιπαρά οξέα των θαλασσινών τελεοστέων , οφείλεται και η εύκολη τάγξισή τους. Στα λίπη οφείλεται και η θερμιδική αξία των ψαριών. Μια χαρακτηριστική διαφορά στα λίπη των θαλασσινών ψαριών και αυτών των γλυκών υδάτων είναι: Τα λίπη των θαλασσινών ψαριών περιέχουν λιπαρά οξέα με 18 , 20 και 22 άτομα C , ενώ τα λίπη των ψαριών των γλυκών νερών περιέχουν λιπαρά οξέα που έχουν 16 και δευτερευόντως 18 άτομα C.

1.2 Λίπη και Λιπίδια

Τα κυρίως λίπη μαζί με τις λιποειδείς ενώσεις συμπεριλαμβάνονται στην κατηγορία των λιπιδίων. Το κύριο χαρακτηριστικό για να καταταγεί μια ουσία στα λιπίδια είναι η διαλυτότητά της σε διάφορους διαλύτες. Τα λιπίδια είναι αδιάλυτα στο νερό. Μπορούν να σχηματίσουν σε υδάτινο μέσο κolloειδές διάλυμα ή μηκύλλια. Αντίθετα, είναι διαλυτά σε οργανικούς διαλύτες όπως βενζόλιο, αιθέρα, χλωροφόρμιο ή μίγματα χλωροφορμίου-μεθανόλης, (το μίγμα αυτό θεωρείται το γενικό διαλυτικό μέσο των λιπιδίων).

Όπως φαίνεται και στον πίνακα Νο 1.1 στην κατηγορία των λιπιδίων ανήκουν πολύ διαφορετικές ενώσεις. Ο κυριότερος λόγος γι' αυτό είναι ότι οι ενώσεις αυτές δείχνουν πολλά κοινά σημεία κατά τον μεταβολισμό: Συντίθεται χωρίς εξαίρεση από ενεργοποιημένο οξικό οξύ. Πολλά λιπίδια περιέχουν λιπαρά οξέα ως κύρια συστατικά και αλληλομετατρέπονται κατά τον μεταβολισμό με σχετικά απλές αντιδράσεις.

1.3 Χημική δομή των λιπών

Από χημική άποψη τα ουδέτερα λίπη ανήκουν στους εστέρες. Τα οργανικά οξέα που περιέχονται στα ουδέτερα λίπη ανήκουν στην κατηγορία των μη διακλαδισμένων μονοανθρακικών οξέων, δηλαδή των λιπαρών οξέων. Το αλκοολικό συστατικό τους είναι η γλυκερίνη που περιέχει τρεις υδροξυλομάδες (τριτοταγής αλκοόλη), και μπορεί να σχηματίζει μονο-, δι-, και τριεστέρες. Στην τριακυλογλυκερίνη περιέχονται συνήθως δύο ή τρία διαφορετικά λιπαρά οξέα. Τα φυσικά απαντώμενα λίπη αποτελούν πάντοτε μίγμα πολυάριθμων τριακυλογλυκεριδίων.

1.3.1 Τα λιπαρά οξέα

Τα λιπαρά οξέα που απαντώνται στα φυσικά λίπη περιέχουν πάντοτε άρτιο αριθμό ατόμων άνθρακα. Αυτό συμβαίνει γιατί τα λιπαρά οξέα συντίθεται από διανθρακικές ομάδες οξικού οξέος. Συνήθως εμφανίζονται τα οξέα που αποτελούνται από 16 και 18 άτομα άνθρακα, όπως το παλμιτικό οξύ ($C_{16}H_{32}O_2$) και το στεαρινικό οξύ ($C_{18}H_{36}O_2$).

Εκτός από τα κορεσμένα συχνά απαντώνται και ακόρεστα λιπαρά

Πίνακας 1.1. Τα λιπίδια. Τα ονόματα μερικών ενώσεων γράφονται με λοξά γράμματα, τα προϊόντα υδρολύσεως σε παρένθεση.

I. Μη υδρολυώμενα λιπαρά

1. Υδρογονάνθρακες
Αλιάνια
Καροτινοειδή
Σιουαλένιο, β-καρωτίνη

2. Αλκοόλες

- Αλιανόλες με μακριά αλυσίδα
(C₁₀ και πάνω)
Εξαδεκαν-1-όλη
Καροτινοειδή-αλκοόλες
Ζεαξανθίνη
Στερίνες
Χοληστερίνη

3. Οξέα

- Λιπαρά οξέα με μακριά αλυσίδα
(C₁₀ και πάνω)
Παλμιτικό οξύ

II. Απλοί εστέρες

1. Λίπη (-λιπαρά οξέα+γλυκερίνη)
2. Κηροί (-λιπαρά οξέα+αλιανόλη)
3. Εστέρες στερίνης (-λιπαρά οξέα+χοληστερίνη)

III. Φωσφολιπίδια

1. Φωσφατιδικά οξέα (-λιπαρά οξέα+γλυκερίνη+φωσφορικό)
2. Φωσφατίδια (-λιπαρά οξέα+γλυκερίνη+φωσφορικό+αμινοαλκοόλη)
Φωσφατιδυλοχολίνη

IV. Γλυκολιπίδια

1. Κερεβροζίδια (-λιπαρά οξέα+σφιγγοσίνη+σακχαρο)
 2. Γαγγλιοζίδια (-λιπαρά οξέα+σφιγγοσίνη+σάκχαρο+νευραμινικό οξύ)
-

οξέα. Ο διπλός δεσμός παρουσιάζεται σχεδόν αποκλειστικά στην CIS-χωροδιάταξη. Οι κυριότερες σειρές πολυακόρεστων οξέων είναι οι εξείς:

Παλμιτικό	ω7	16:1ω7	
		18:1ω7	
Ελαϊκό	ω9	18:1ω9	
		20:1ω9	
Λινελαϊκό	ω6	18:2ω6	
		18:3ω6	
		20:3ω6	
		20:4ω6	(Αραχιδονικό)
		22:4ω6	
Λινολενικό	ω3	18:3ω3	
		20:5ω3	
		22:5ω3	
		22:6ω3	

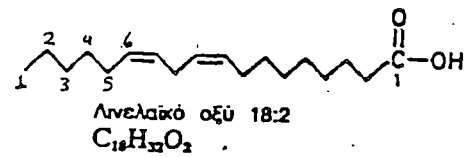
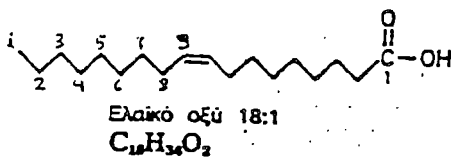
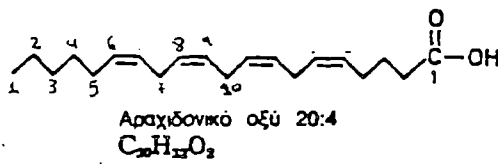
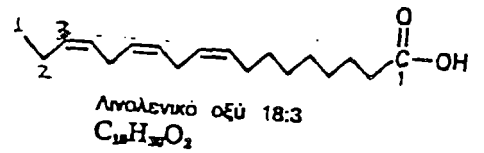
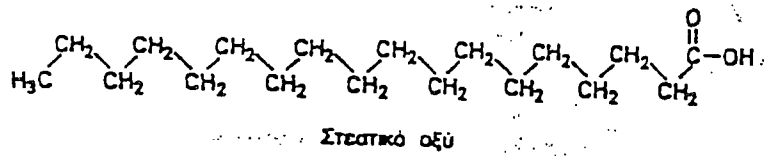
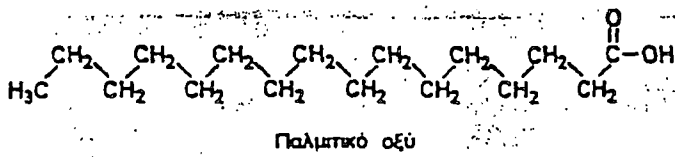
Γενικά ισχύει ο κανόνας ότι τα λίπη που περιέχουν πολλά ακόρεστα λιπαρά οξέα έχουν σύσταση υγρή ή ελαιώδη.

Το λινελαϊκό οξύ και τα ομολογά του αποτελούν απαραίτητα θρεπτικά συστατικά. Αυτά δεν μπορούν να συντεθούν, αλλά στα θηλαστικά μπορούν να μετατραπούν σε ακόμη πιο ακόρεστα (εν μέρει και με επιμήκυνση της αλυσίδας) ιδιότητα που έχουν και μερικά είδη ψαριών.

1.3.2 Τα λίπη ως εφεδρικές ουσίες

Στη διατροφή του ανθρώπου (καθώς και στην διατροφή πολλών ζώων) παίζουν σημαντικό ρόλο, αποτελούν τροφή πλούσια σε θερμίδες. Η κύρια όμως βιολογική σημασία των λιπών οφείλεται στο ότι χρησιμεύουν ως εφεδρικές ουσίες. Η λήψη τροφής πέρα από τις φυσιολογικές ανάγκες οδηγεί στη μετατροπή των συστατικών της κυρίως σε λίπη, ενώ σε περίπτωση έλλειψης τροφής τα λίπη αποικοδομούνται και πάλι. Ο μεταβολισμός των λιπών στο ήπαρ είναι πιο γρήγορος σε σχέση με το μεταβολισμό τους στο λιπώδη ιστό. Ο βιολογικός χρόνος ημιζωής των λιπιδίων στον επίμυα είναι 1-2 ημέρες για το λίπος του ήπατος και 8-10 ημέρες για το αποταμιευτικό λίπος. Η μεταφορά των λιπών στο αίμα γίνεται μαζί με φωσφατίδια, υπό την μορφή χύλομικρών και λιποπρωτεϊνών.

Σε περίπτωση που ο οργανισμός θέλει να χρησιμοποιήσει το λίπος



(ΣΧΗΜΑ 1.1)

των τροφών ή των αποθηκών του πρέπει πρώτα να το αποικοδομήσει. Το πρώτο βήμα της αποικοδόμησης των λιπών είναι η διάσπασή τους σε γλυκερίνη και λιπαρά οξέα υπό την επίδραση λιπασών.

1.4 Λιπάσες

Η ενζυμική υδρόλυση των λιπών των τριακυλογλυκερινών (τριγλυκερίδια) γίνεται σταδιακά. Αρχίζει με την τριακυλογλυκερινο-λιπάση και συνεχίζεται με τις διακυλο- και μονοκυλο- γλυκερινολιπάσες. Η ταχύτητα με την οποία επιτελείται η κινητοποίηση των εφεδρειών στο λιπώδη ιστό ρυθμίζεται από την τριακυλογλυκερινική λιπάση.

Το ένζυμο αυτό υπόκειται σε ορμονικό έλεγχο: ορμόνες όπως η αδρεναλίνη και η γλυκαγόνη που διεργείρουν την αδενυλική κυκλάση και ως εκ τούτου προωθούν παραγωγή 3', 5' κυκλικού-AMP, δρουν λιπολυτικά. Φαίνεται ότι το κυκλικό AMP ενεργοποιεί μια πρωτεϊνική κινάση, που φωσφορυλιώνει την ανενερό τριακυλογλυκερινολυπάση προς ενεργό μορφή. Το προϊόν της αντίδρασης η διακυλογλυκερίνη διασπάται εύκολα προς γλυκερίνη και λιπαρά οξέα που αποδίδονται στην κυκλοφορία.

Η λιποπρωτεϊνική λιπάση επιδρά σε λίπη δεσμευμένα σε πρωτεΐνες και είναι υπεύθυνη για την αποικοδόμηση των χυλομικρών. Το ένζυμο αυτό ενεργοποιείται από την ηπαρίνη.

Η υδρόλυση των λιπών των τροφών γίνεται με την παγκρεατική λιπάση που ενεργοποιείται από άλατα και χολικά οξέα. Τα λιπαρά οξέα αποικοδομούνται με βάση την αρχή της β-οξειδωσης σε μονάδες με 2 άτομα C (ακετυλο-CoA).

Η β-οξειδωση αρχίζει με την ενεργοποίηση των λιπαρών οξέων προς παράγωγα του CoA, τα οποία αφυδρογονώνονται με την εισαγωγή ενός διπλού δεσμού. Στην συνέχεια εναποτίθεται νερό και ακολουθεί νέα αφυδρογόνωση με το σχηματισμό 3-οξο-ένωσης. Το 3-οξοπαράγωγο διασπάται θειοκλαστικά με το CoA και απελευθερώνεται ακετυλο-CoA και λιπαρό οξύ με αλυσίδα μικρότερη κατά 2 άτομα C, στη μορφή CoA παραγώγου. Με τον τρόπο αυτό αρχίζει εκ νέου αλληλουχία αντιδράσεων.

Η σύνθεση λιπαρών οξέων και λίπους γίνεται συνήθως από υδατάνθρακες. Η γλυκόλυση δίνει πυροσταφυλικό οξύ το οποίο με οξειδωτική

αποκαρβοξυλίωση δίνει ακετυλο-CoA , που καρβοξυλιώνεται σε μηλουλο-CoA. Από αυτό , πάνω σε ένα ενζυμικό σύμπλοκο γίνεται η σύνθεση των λιπαρών οξέων , που στο μεγαλύτερο μέρος της είναι αντιστροφή της β-οξειδωσης. Μόλις η ανθρακική αλυσίδα αυξηθεί σε C-16 ή C-18 , απελευθερώνεται το λιπαρό οξύ ή μεταφέρεται σε CoA , ώστε να χρησιμοποιηθεί για την σύνθεση φωσφατιδίων ή ουδέτερου λίπους.

1.5 Φωσφολιπίδια

Τα φωσφατίδια και τα γλυκολιπίδια ανήκουν στις αμφίφιλες ουσίες. Το μόριό τους περιέχει μια υδρόφοβη αλυσίδα υδρογονάνθρακα και ένα υδρόφιλο πόλο , που στην περίπτωση των φωσφατιδίων είναι ένας φωσφοδιεστέρας με μια αλκοόλη. Έτσι τα φωσφατίδια φέρουν τουλάχιστον ανά ένα αρνητικό και θετικό φορτίο.

Βασικός κορμός των φωσφατιδίων είναι το φωσφατιδικό οξύ=διακυλο-γλυκερυλο-3-φωσφατικό οξύ. Σε περίπτωση εστεροποίησης του με τη χολίνη παράγεται η φωσφατιδυλοαιθανολαμίνη. Τα φωσφατίδια περιέχουν συνήθως στη 2-θέση της γλυκερίνης τους ένα ακόρεστο λιπαρό οξύ.

Άλλα σημαντικά φωσφολιπίδια είναι η καρδιολιπίνη (διφωσφατιδυλογλυκερίνη) , ο φωσφατιδυλοϊνσιτίης , τα πλασμαγόνα , καθώς και η σφιγγομυελίνη , που ανήκει στα σφιγγοσινολιπίδια.

Κατά την βιοσύνθεση σχηματίζεται ο φωσφοδιεστερικός δεσμός με τη συμμετοχή της τριφωσφορικής κυτιδίνης. Με CDP ενεργοποιείται είτε το φωσφατιδικό οξύ είτε η χολίνη. Η αποδομή των φωσφολιπιδίων επιτελείται με ειδικές φωσφολιπάσες.

Τα γλυκολιπίδια είναι παράγωγα της σφιγγοσίνης. Η σφιγγοσίνη είναι αμινοαλκοόλη , που από βιογενετική άποψη προέρχεται από τη συμπύκνωση του παλμιτυλο-CoA και της σερίνης.

Η αμινομάδα φέρει σε οξεαμιδικό δεσμό ένα λιπαρό οξύ με μακριά αλυσίδα , ενώ η πρωτοταγής αλκοολική ομάδα ένα υδατάνθρακα. Η είσοδος ενός σακχάρου στο μόριο οδηγεί στο σχηματισμό κερεβροσιδίου , ενώ σε περίπτωση εισόδου περισσότερων ομάδων ζαχάρων παράγονται τα ουδέτερα γλυκοσφιγγολιπίδια. Η είσοδος του νευραμινικού οξέος στην αλυσίδα του ολιγοσακχαρίτη οδηγεί στα γαγγλιοζίδια.

Οι λιποπρωτεΐνες είναι συσσωματώματα απολιποπρωτεΐνων και λι-

πών φωσφατιδίων , χοληστερίνης και εστέρων χοληστερίνης σε ποσότητες που διακυμαίνονται . Κατατάσσονται ανάλογα με την ειδική τους πυκνότητα σαν λιποπρωτεΐνες με πολύ χαμηλή πυκνότητα (VLD=VERY LOW DENSITY LIPOPROTEINS) , σαν λιποπρωτεΐνες με χαμηλή πυκνότητα (LDL=LOW DENSITY LIPOPROTEINS) , καθώς και σαν λιποπρωτεΐνες με μεγάλη πυκνότητα (HDL=HIGH DENSITY LIPOPROTEINS). Οι λιποπρωτεΐνες μπορούν να υποστούν ποικίλες μεταβολές κατά την ανταλλαγή των λιπιδίων τους .

Οι λιποπρωτεΐνες παριστάνουν τη μορφή μεταφοράς των λιπιδίων στο πλάσμα του αίματος , παράγονται δε κυρίως στο ήπαρ . Στο βλεννογόνο του εντέρου παράγονται τα όμοια δομημένα χυλομικρά , των οποίων ο βιολογικός ρόλος είναι η μεταφορά των λιπών στη λέμφο .

1.6 Β-οξειδωση κιτριικός κύκλος και αναπνευστική αλυσίδα

Το υδρογόνο που κατά την διάρκεια της Β-οξειδωσης μεταφέρεται σε προσθετικές ομάδες ή στο συνένζυμο NADH μέσω της αναπνευστικής αλυσίδας, καίγεται προς το νερό μέσα στα μιτοχόνδρια. Με τον τρόπο αυτό οι προσθετικές ομάδες ($FADH_2$) (NADH) οξειδώνονται πάλι και μπορούν να ξανασυμμετάσχουν στον κύκλο. Το ακυλο-CoA οξειδώνεται πλήρως στον κιτρικό κύκλο προς CO_2 . Για να προχωρήσει απρόσκοπα, επομένως η β-οξειδωση πρέπει να συζευχθεί αφ'ενός με την τελική αποικοδόμηση του ενεργού οξεικού οξέος στον κιτρικό κύκλο, αφ'ετέρου δε και με την αναπνευστική αλυσίδα. Με τον τρόπο αυτό η αποικοδόμηση των λιπών μπορεί άριστα να χρησιμοποιηθεί για την προμήθεια ενέργειας. Υπό συνθήκες αυξημένης λιπόλυσης υπερπαράγεται ακετυλο-CoA από την β-οξειδωση των λιπαρών οξέων. Το ήπαρ αντιδρά στην κατάσταση αυτή με σχηματισμό κετονοσωμάτων.

1.7 Ένζυμα διάσπασης φωσφολιπιδίων

1.7.1 Σχηματισμός ακετοξεικού (οξιοξεικού) οξέος (κετονογένεση)

Το ακετοξεικό οξύ (=3-οξυβουτυρικό οξύ ή οξιοξεικό οξύ), το προϊόν αναγωγής του, το D(-)-3-υδροξυβουτυρικό οξύ και το προϊόν αποκαρβοξυλιωσής του, η ακετόνη, αναφέρονται ως κετονοσώματα. Το όνομα έχει ιστορική σημασία· δεν είναι πετυχημένο, αφού η ακετόνη από μεταβολική άποψη, δεν παίζει κανένα ρόλο, ενώ το 3-υδροξυβουτυρικό οξύ, που υπερέχει ποσοτικά, δεν περιέχει καμιά οξυ-ομάδα. Το ακετοξεικό οξύ και το υδροξυβουτυρικό οξύ είναι φυσιολογικά προϊόντα μεταβολισμού. Παράγονται π.χ κατά την αποδομή της λευκίνης καθώς και κατά το μεταβολισμό της φαλινυδαλανίνης και της τυροσίνης. Η κύρια ποσότητά του όμως προέρχεται από την αποικοδόμηση των λιπαρών οξέων στο ήπαρ· τα κετονοσώματα παράγονται τότε μόνο όταν η προσφορά λιπαρών οξέων είναι μεγάλη λόγω αυξημένης λιπόλυσης.

1.7.2 Σημασία των κετονοσωμάτων

Το υδροξυβουτυρικό οξύ και το ακετοξεικό οξύ αποδίδονται από το ήπαρ στην κυκλοφορία του αίματος και παραλαμβάνονται από το όργανο και τους ιστούς για να μεταβολίσθουν. Το ακετοξεικό μετατρέπεται πάλι σε παράγωγο CoA αντιδρώντας με το ηλεκτρυλο. Η αντίδραση καταλύεται από την 3-ακετοξυ-CoA-τρουσφεράση. Το ακετοακετυλο-CoA δίνει με θεοκλαστική διάσπαση, ακετυλο-CoA, που αποικοδομείται στην συνέχεια στον κύκλο του κιτρικού οξέος.

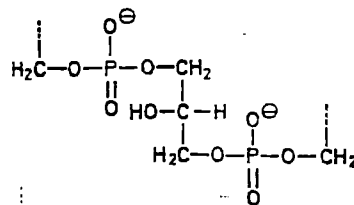
Χάρη στο σχηματισμό του ακετοξεικού οξέος οι εξηπατικοί ιστοί μπορούν να εφοδιάζονται από το ήπαρ με μια ουσία που προέρχεται από την αποικοδόμηση των λιπαρών οξέων που είναι υδατοδιάλυτη και καίγεται εύκολα. Υπό φυσιολογικές συνθήκες αποδίδεται από το ήπαρ τόσο ακετοξεικό και υδροξειβουτυρικό όσο μπορεί να μεταβολιστεί στα περιφερικά όργανα. Για το λόγο αυτό η συγκέντρωση των ουσιών αυτών στο αίμα είναι μικρή. Μόνο σε πείνα, οπότε επιστρατεύονται οι εφεδρείες λίπους, καθώς και στο σακχαρώδη διαβήτη, προκαλείται υπερβολική παραγωγή κετονοσωμάτων, με απέκρισή τους στα ούρα και μεταβολική οξέωση.

1.7.3 Ακυλό - CoA - Δεσατουράση

Το ενζυμικό αυτό σύστημα που μετατρέπει το στεαρυλο-CoA σε ελαύλο-CoA, εντοπίζεται επίσης στα μικροσώματα. Αποτελείται από κυτόχρωμα b_5 και (πιθανώς) από κυτόχρωμα P-hSO, χρειάζεται δε O_2 και NADPH. Ως προς αυτά τα σημεία μοιάζει με τις μονοξυγενάσες, γεγονός από το οποίο συμπαιρένουμε ότι θα πρέπει πρώτα να εισέρχεται στο μόριο μια υδροξυλοομάδα και μετά να γίνεται απόσπαση νερού. Η ακριβής πορεία της αντίδρασης δεν είναι όμως γνωστή. Η εισαγωγή στο μόριο του λιπαρού οξέος ενός δεύτερου διπλού δεσμού δεν είναι δυνατή: το διπλά ακόρεστο λινολιικό οξύ ($15^{9,12}-18:2$) πρέπει να προσληφθεί με την τροφή σαν απαραίτητο λιπαρό οξύ. Στο λινολιικό οξύ, πάντως, είναι δυνατή η εισαγωγή ενός τρίτου διπλού δεσμού με παραγωγή γ-λινολενικού οξέος ($\Delta^{6,9,12}-18:3$).

1.7.4 Καρδιολιπίνη

Η σύζευξη δύο φωσφατιδικών οξέων με τις δύο HOH_2 (-ομάδες) της γλυκερίνης οδηγεί στην καρδιολιπίνη, που απομονώθηκε πρώτα από το μυοκάρδιο. Αυτή αποτελεί επίσης συστατικό της μιτοχονδριακής μεμβράνης. Ο χημικός τύπος της καρδιολιπίνης είναι:



Διφωσφατιδιλογλυκερίνη
(καρδιολιπίνη)

1.7.5 Ένζυμα που διασπούν τα φωσφατίδια (φωσφολιπάσες)

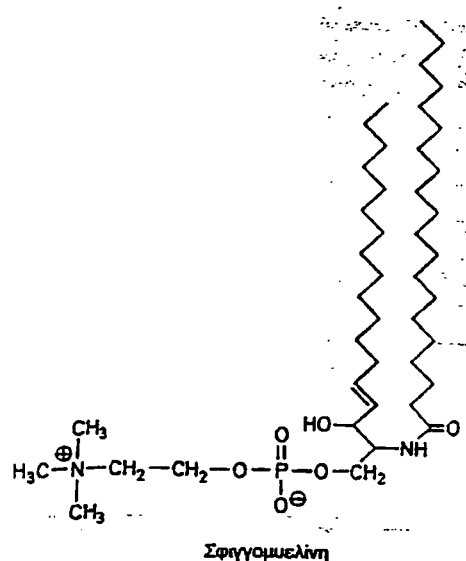
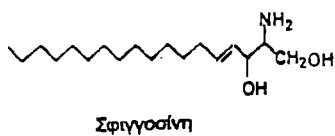
Οι δεσμοί των καρβοξυλικών και φωσφορικών εστέρων των φωσφολιπιδίων μπορούν να διασπασθούν υδρολυτικά (οι υδρολύσεις είναι εξώθερμες αντιδράσεις).

1.7.6 Σφιγγοσίνη και σφιγγομυελίνη

Τα σφιγγολιπίδια περιέχουν αντί γλυκερίνης, την αμινοαλκοόλη σφιγγοσίνη, η δομή της οποίας θα γίνει καλύτερα κατανοητή από την βιοσυνθεσή της. Με ενζυμική συμπύκνωση σερίνης και παλμιτυλο-CoA (χρειάζεται και φωσφορική πυριδοξάλη) παράγεται με σύγχρονη αποκαρβοξυλίωση, το ξ-οξο-παράγωγο, το οποίο ανάγεται με NAOΡ. Η σφιγγοσίνη είναι C₁₈ ένωση, περιέχει δηλαδή μια μακριά CH₂ -αλυσίδα, επιπλέον ένα ϵ -αμφοδιπλό δεσμό, μια αμινομάδα και δύο υδροξυλικές ομάδες. Η σφιγγοσίνη είναι, η μητρική ουσία της σφιγγομυελίνης και πολλών γλυκοπιδίων. (Σχ. 1.1)

1.7.7 Προσταγλανδινές

Οι προσταγλανδινές είναι προϊόντα λιπαρών οξέων με τρεις ή τέσσερις ακόρεστους δεσμούς. Το πιο σημαντικό πρόδρομο είναι το αραχιδονικό οξύ (20:4). Δρούν σαν ενδιάμεσες ουσίες σε ένα μεγάλο αριθμό διαφορετικών φυσιολογικών αντιδράσεων. Μπορούν να απελευθερωθούν μετά από νευρικά ερεθίσματα, αλλά και με ισταμίνη, σεροτονίνη και γαστρίνη. Η δράση τους είναι, όπως για τις περισσότερες ενδιάμεσες ουσίες, βραχείας μόνο διάρκειας.



(Σχ. 1.1)

**2. ΠΕΨΗ - ΑΠΟΡΡΟΦΗΣΗ - ΕΝΑΠΟΘΕΣΗ
ΛΙΠΑΡΩΝ ΟΞΕΩΝ ΣΤΑ ΨΑΡΙΑ**

2.1 Πέψη

Η μελέτη της πέψης του λίπους των ψαριών έχει παρεμποδιστεί από την έλλειψη ενός διάκριτου παγκρέατος, στους περισσότερους τελεόστεους (FANGE και CRORE 1979). Επίσης οι συγκρίσεις μεταξύ διαφορετικών μελετών συχνά συγχέονται με την χρήση ποικίλων, πολύ διαφορετικών ειδών, διαφορετικών προετοιμασιών των ιστών ή ενζύμων και πιο σημαντικές, διαφορετικές ενζυμικές αναλύσεις (LEGER 1981). Εντούτις, μερικοί γενικοί τύποι έχουν προκύψει με έμφαση στα τριγλυκερίδια και τους εστέρες κήρων, τα οποία είναι οι κυριότερες μορφές των ουδέτερων λιπών που είναι διαθέσιμα στα ψάρια (COWEN και SARGENT 1977).

2.1.1 Η χολή

Τα συκώτια όλων των ψαριών παράγουν χολή η οποία αποθηκεύεται στην χοληδόχο κύστη και οδηγείται μέσω του χολαγωγού στο εμπρόσθιο τμήμα του εντέρου ή στα πλωρικά τυφλά (FANGE και CRORE 1979). Η σύνθεση του χολικού οξέος (και της αλκοόλης) των ψαριών έχει συνοψιστεί από τον HASLEWOOD (1978, 1983).

Η πλειοψηφία των ομάδων των τελεοστέων έχουν βασιικά, τα οξέα της χολής, χολικό, χηνοδεοξυχολικό, μικρότερα ποσά από άλλα οξέα, και περιστασιακά ίχνη από αλκοόλες ενώ έχουν την τουρινή σαν σημαντικότερη ένωση (HASLEWOOD 1978). Η χολή των θαλασσινών ψαριών είναι αλκαλική, μπορεί να περιέχει πεπτικά ένζυμα, και να έχει την ίδια λειτουργία κατά την γαλακτοματοποίηση των λιπιδίων όπως σε όλα τα σπονδυλόζωα (FANGE και GRORE 1979).

2.1.2 Υδρολάσες (λιπάσες) των τριγλυκεριδίων

Ένα από τα πεπτικά ένζυμα που συσχετίζονται με την πέψη των λιπών είναι η υδρολάση των τριγλυκεριδίων ή λιπάση. Τα όργανα που υπάρχουν έντονη η δράση της λιπάσης είναι τα πλωρικά τυφλά, το πάγκρεας και το ανώτερο τμήμα του παχέος εντέρου. Η υψηλή δράση της λιπάσης που συμβαίνει στα πλωρικά τυφλά πολλών ειδών ψαριών υποδεικνύει τον σημαντικό ρόλο αυτού του ιστού στην πέψη των λιπιδίων (SARGENT ET AL 1983).

Τα χαρακτηριστικά και οι ιδιαιτερότητες στις λιπάσες των ψαριών για διαφορετικές κατηγορίες λιπών είναι δύσκολο να καθοριστούν, καθώς περισσότερη εργασία έχει πραγματοποιηθεί σε αιατέργαστα εικυλίσματα. Ωστόσο μια λιπάση η οποία καθαρίστηκε μερικώς από το μέσο ιστό πλωρικών τυφλών, περιείχε κύτταρα από διάχυτο πάγκρεας της πέστροφας (LEGER ET AL 1970, LEGER 1972). Το ένζυμο χρειάστηκε Ca^{+2} για την

υδρολύση της τριοελαΐνης και διεγέρθηκε (αν και δεν εξαρτάται) από τα χολικά άλατα (LEGER ET AL 1977). Η αντίδραση της δράσης του ενζύμου να διαφοροποιήσει τις συγκεντρώσεις των χολικών αλάτων υποδηλώνει την ύπαρξη μιας κολιπάσης πράγμα που έχει υποστηριχθεί από περισσότερες μελέτες που έχουν γίνει (LEGER ET AL 1972).

Η λίπωση του παγκρέατος της πέστροφας φαίνεται να δείχνει κάποια εξειδίκευση σε λιπαρά οξέα κατά την οποία υδρολύει το ολεϊκό οξύ μάλλον παρά το παλμιτικό οξύ. Οι PATTON ET AL (1975) βρήκαν ότι τα εντερικά υγρά από άγριο γαύρο, λαβράκι, και ροζ σολωμό ήταν ικανά να υδρολύσουν τους μεθυλεστέρες των 20:4ω6 και 20:5ω3, οι οποίοι είναι σχετικά ανθεκτικοί στην υδρολύση από παγκρεατική λιπάση θηλαστικών. Τα γαστρικά υγρά της μουρούνας από τα πυλωρικά ή το πρόσθιο παχύ έντερο έδειξαν επίσης μια ειδίκευση για υδρολύση των PUFA στα τριγλυκερίδια των ψαριών του θαλασσινού νερού (LIE και LAMBERTSEN 1985).

Στην σριδίζουσα πέστροφα η πεπτικότητα των ελεύθερων λιπαρών οξέων μειώνεται με την αύξηση του μήκους της αλυσίδας μέχρι C₁₈ και στη συνέχεια αυξάνεται με περαιτέρω αύξηση του μήκους της αλυσίδας μέχρι C₂₂. Η πέψη των ακόρεστων λιπαρών οξέων ήταν μεγαλύτερη από αυτή των αντίστοιχων κορεσμένων (AUSTRENG ET AL 1980). Γίνεται λοιπόν φανερό ότι τόσο ενζυμικά όσο και ανατομικά τα ψάρια προσαρμόζουν τις φυσιολογικές λειτουργίες με βάση την διατροφή τους.

2.1.3 Υδρολάση των εστέρων κηρών

Οι RAHN ET AL (1973) έδειξαν ότι σημάδια ενσωματώθηκαν στα τριγλυκερίδια των ιστών όταν το ψάρι GOURAMI ταΐστηκε με σημασμένο εστέρα κηρών. Ο PATTON και ο BENSON (1975) πήραν παρόμοια αποτελέσματα χρησιμοποιώντας μερικά είδη ψαριών αλμυρού νερού.

Η υδρολύση των εστέρων κηρών έχει περιγραφεί στα εντερικά υγρά της αντζούγιας, του φαγκριού, και του ροζ σολωμού (PATTON ET AL, 1975) στο υποπάγκρεας του κυπρίνου (KAYAMA ET AL, 1979) σε δείγματα από πυλωρικά τυφλά πέστροφας (TOCHER και SERGENT 1984) και μουρούνας (LIE και LAMBERTSEN 1985) και σε διάφορα εντερικά δείγματα μερικών άλλων ψαριών (MANKURA ET AL 1984). Σε όλες αυτές τις μελέτες ο ρυθμός της υδρολύσεως των εστέρων κηρών ήταν κατά πολύ αργός από αυτόν των τριγλυκεριδίων, αν και το μέγεθος της διαφοράς κυμάνθηκε από 4 φορές (PATTON ET AL 1975) έως 50 φορές πιο αργός (TOCHER και SARGENT 1984) ανάλογα με τις δοκιμασμένες μεθόδους.

Οι PATTON και BENSON (1975) βρήκαν ότι ψάρια των οποίων οι δίαιτες είναι συνήθως υψηλές σε εστέρες κηρών δεν έδειξαν μεγαλύτερη ικανότητα στο να τους υδρολύουν αλλά έχουν την ανατομία να διατηρούν την τροφή στα έντερα για μεγαλύτερους περιόδους για να διευκολύνουν την πέψη. Ωστόσο οι MANKURA ET AL 1984 βρήκαν ότι η δράση της υδρολάσης των εστέρων κηρών στα πυλωρικά τυφλά ήταν υψηλότερη στα ψάρια τα οποία καταναλώνουν εστέρες κηρών. Επίσης οι TOCHER και SARGEN βρήκαν ότι οι διατροφικοί εστέρες κηρών αύξησαν την ικανότητα των πυλωρικών δειγμάτων της πέστροφας να τους υδρολύουν. Η δράση της υδρολάσης των εστέρων κηρών στα πυλωρικά δείγματα της πέστροφας εξαρτιώνταν από πρωτεύοντα χολικά άλατα.

2.1.4 Άλλα λιπολυτικά ένζυμα

Τα φωσφολιπίδια μπορεί να είναι μια σημαντική πηγή λιπών για τα ψάρια. Εντούτις αν και οι δράσεις των φωσφολιπάσων A_1 και A_2 έχουν βρεθεί στους ιστούς της πέστροφας (BROCKERHOFF ET AL 1964, BROCKERHOFF και HOYLE 1967) η εντερική εξωμοριακή δράση της φωσφολιπάσης στα ψάρια δεν έχει μελετηθεί. Η δράση της υδρολάσης του εστέρα εστερόλης, που εξαρτάται από πρωταρχικά χολικά άλατα, βρέθηκε στα δείγματα των πυλωρικών της πέστροφας (TOCHER και SARGENT 1984α)

Ο εστέρας χοληστερόλης υδρολύθηκε 2-5 φορές γρηγορότερα από 'τι ο εστέρας κηρών αλλά περίπου 10-20 φορές αργότερα από 'τι τα τριγλυκερίδια σχηματίζουν εστέρες κηρών (SAND ET AL 1973). Όμως η τεράστια πλειοψηφία οξειδώνεται σε λιπαρά οξέα στα κύτταρα του επιθηλίου (SAND ET AL 1973, BAUERMASTER και SARGENT 1978). Τα ελεύθερα λιπαρά οξέα επανεστεροποιούνται σε εντερικά βλεννογόνα κύτταρα με γλυκερόλη, μονοακυλογλυκερόλες και λυσοφωσφολιπίδια για να σχηματίσουν τριγλυκερίδια και φωσφολιπίδια αντίστοιχα (BAUEMIESTER και SARGENT 1979 SIRE ET AL 1981). Οι στερόλες επίσης επανεστεροποιούνται μερικώς με ελεύθερα λιπαρά οξέα για να ξανασχηματίσουν εστέρες. Αυτά τα λιπίδια στην συνέχεια, μεταφέρονται στο συκώτι με μεγάλα συμπλέγματα λιποπρωτεΐνων, κυρίως σωματίδια όπως τα χηλομικρά (SIRE και VERMIER 1981) και με πολύ χαμηλής πυκνότητας λιποπρωτεΐνες (VLDL) (SIRE και VERNIER 1979) είτε μέσω του κυκλοφοριακού ή του λεμφικού συστήματος (BERGOT 1981).

2.1.5 Προϊόντα της πέψης

Τα τριγλυκερίδια διατήρουν μερικώς ή ολικώς την κατανομή των λιπαρών τους οξέων στην θέση 2 μετά την πέψη και απορρόφησή τους από

την μουρούνα και την πέστροφα (BROCKERHOFF ET AL 1964 και HOYLE). Τα προϊόντα της πέψης για τα τριγλυκερίδια είναι ελεύθερα λιπαρά οξέα και 2-μονοακυλογλυκερόλες οι οποίες μπορούν να υδρολυθούν περαιτέρω σε γλυκερόλη και ελεύθερα λιπαρά οξέα (LEGER και BAUCHART 1972 PATTON ET AL 1975). Οι εστέρες κηρών υδρολύονται σε ελεύθερα οξέα και αλκοόλες τα οποία απορροφούνται στο έντερο (SAND ET AL 1973 BAUERMEISTER και SARGENT 1979 α,β). Τέλος οι εστέρες στερόλων υδρολύονται σε στερόλες και λιπαρά οξέα (TOCHER και SARGENT 1984 α). Τα φωσφολιπίδια πιθανότατα υδρολύονται σε λυσοφωσφολιπίδια και ελεύθερα λιπαρά οξέα τα οποία απορροφώνται όπως τα θηλαστικά. Παρόλα αυτά δεν έχουν αναφερθεί μελέτες της πέψης των φωσφολιπιδίων στα ψάρια.

2.2 Απορρόφηση

Η απορρόφηση των λιπιδίων έχει μελετηθεί σε πολλά ψάρια, και οι μελέτες δείχνουν ότι η απορρόφηση των λιπών γενικά γίνεται αρχικά στα πρόσθιο τμήμα του παχέος εντέρου συμπεριλαμβανομένων και των πυλωρικών τυφλών (ALLOT, 1981, BERGOT, 1981). Τα τυφλά μπορεί να παίζουν πιο σημαντικό ρόλο στην απορρόφηση των λιπιδίων στην τριδίζουσα πέστροφα (EZEASOR και STOKOE 1981) ενώ το έντερο μπορεί να εμπλέκεται στην διαδικασία της απορρόφησης στο χρυσόψαρο (CARACIUS AURATUS) (IWAI και TANAKA 1968 IWAI 1968). Τα προϊόντα της πέψης των λιπιδίων και τα συσχετιζόμενα χολικά άλατα απορροφούνται αργά (μέχρι 10 ώρες και περισσότερο) με διάχυση στο εντερικό επιθήλιο (BERGOT 1981).

2.2.1 Προορισμός των προϊόντων πέψης

Ένα μίγμα από χολικά άλατα 2-μονοακυλογλυκερόλες, γλυκερόλες, λυσοφωσφολιπίδια, στερόλες, λιποαλκοόλες και ελεύθερα λιπαρά οξέα, απορροφούνται μέσα στα εντερικά επιθηλιακά κύτταρα. Μερικές λιποαλκοόλες ίσως να επαναεστεροποιούνται με λιπαρά οξέα για να σχηματίσουν εστέρες κηρών (SAND ET AL 1973) αλλά η μεγαλύτερη πλειοψηφία οξειδώνεται σε λιπαρά οξέα στα κύτταρα του επιθηλίου (SAND ET AL 1973).

2.3 Μεταφορά στους εξωηπατικούς ιστούς

Μερικά λιπίδια μπορούν να αποθηκευτούν στα εντερικά επιθηλιακά κύτταρα σαν σταγόνες λιπιδίων (BERGOT 1981), αλλά η πλειονότητα του μεταφέρεται αρχικά στο συκώτι όπως περιγράφηκε παραπάνω. Τα λιπίδια στην συνέχεια μεταφέρονται από το συκώτι στους εξωηπατικούς ιστούς με τη μορφή συμπλεγμάτων λιποπρωτεΐνης του πλάσματος, πολύ χαμηλής πυκνότητας λιποπρωτεΐνη (VLDL) και χαμηλής πυκνότητας λιποπρωτεΐνη

(LDL). Στα ψάρια βρέθηκε επίσης και υψηλής πυκνότητας λιποπρωτεΐνη (HDL) (FREMONT και LEGER 1981). Οι δομές, οι αποπρωτεΐνες, και η σύνθεση των τάξεων των λιπιδίων στις λιποπρωτεΐνες του πλάσματος των ψαριών είναι παρόμοιες με τις αντίστοιχες των θηλαστικών. Παρολαυτά τα περισσότερα ψάρια, εκτός από τους ελασματοβραγχίους, έχουν πολύ υψηλότερα επίπεδα χολιστερίνης στον ορό τους απ'ότι τα θηλαστικά (LARSSON και FANGE 1977). Μια άλλη διαφορά σε σύγκριση των λιποπρωτεϊνών των θηλαστικών, είναι το πολύ υψηλό επίπεδο των HUFA (πολυακόρεστα λιπαρά οξέα μακράς ανθρακικής αλυσίδας) ειδικά τα 20:5 ω 3 και 22:6 ω 3 στις λιποπρωτεΐνες του πλάσματος των ψαριών (NELSON και SHORE, 1974, SKINNER και ROGIE 1978, LEGER ET AL 1981, FREMONT και LEGER 1981).

Τα τριγλυκερίδια που βρίσκονται στην VLDL και LDL του πλάσματος των ψαριών φαίνεται ότι εναποτίθενται στα λιποκύτταρα που συνθέτουν τον λιπώδη ιστό των ψαριών με τον ίδιο μηχανισμό που συμβαίνει στα θηλαστικά, λόγω χάρη, αφού προηγουμένως γίνει υδρόλυση σε ελεύθερα λιπαρά οξέα και γλυκερόλη, τα οποία στην συνέχεια απορροφούνται και επανεστεροποιούνται μέσα στα λιποκύτταρα. Το σχετικό υδρολυτικό ένζυμο, η λιποπρωτεϊνική λιπάση, έχει ταυτοποιηθεί και χαρακτηριστεί σε ιστούς πέστροφας και μπακαλιάρου από τους BLACK ET AL (1983a,b).

3. ΜΕΤΑΒΟΛΙΣΜΟΣ

3.1 Βιοσύνθεση

3.1.1 Οδοί και πηγές άνθρακα

Οι βιοσυνθετικοί οδοί της λιπογένεσης στα ψάρια είναι ποιοτικά παρόμοιοι με αυτές στα άλλα σπονδυλωτά (SNYDER 1977) και συνοψίζονται στο σχήμα 3.1. Στα θηλαστικά οι σχετικές αναλογίες της σύνθεσης των λιπαρών οξέων από τα διάφορα υποστρώματα (γλυκόζη, πυροσταφυλικό οξύ, οξικό οξύ) διαφέρει έντονα μεταξύ των ειδών (VERNON 1980). Στα ψάρια τα ένζυμα για τον μεταβολισμό των υδατανθράκων υπάρχουν αλλά παρουσιάζουν πολύ χαμηλότερους βαθμούς αξιοποίησης της γλυκόζης αφού σε αντίθεση με τα θηλαστικά, τα ψάρια έχουν υψηλότερες ανάγκες πρωτεΐνης και αντλούν μια μεγάλη αναλογία της ενέργειας τους από αυτές.

Τα ένζυμα τα οποία μετατρέπουν τα αμινοξέα σε πυροσταφυλικό οξύ και μετριάζουν τον κύκλο του τρικαρβολικού οξέος (TCA) είναι ενεργά στα ψάρια. Τα αμινοξέα που προέρχονται από τον άνθρακα συσσωρεύονται στο κιτρικό, το οποίο μεταφέρεται από το μιτοχόνδριο μέσα στο διάλυτο κυτταρόπλασμα για να γίνει υπόστρωμα για λύαση του κιτρικού ATP και ως εκ τούτου δημιουργείται ακετυλοσυνένζυμο Α για την σύνθεση των λιπαρών οξέων. Η λύαση κιτρικού ATP ενεργεί στο συκώτι του COHO SALMON (ONCORHYNCHUS KISUTCH) (CHIN ET AL 1971 α) αλλά όχι συκώτι της πέστροφας (BALDWIN και REED 1976) ή του γατόψαρου.

Ο ASTER και ο MOON (1981) υπέβαλαν την άποψη ότι το οξικό (ALLAS) προερχόμενο από τις εντερικές διαδικασίες θα μπορούσε να είναι μια σημαντική πηγή άνθρακος για την σύνθεση των λιπαρών οξέων γεγονός που ο ABRAHAM ET AL (1984) απέδειξε στο ομογενοποιημένο συκώτι από χέλι ANGUILLA-ANGUILLA το οποίο είχε συνθέσει λιπαρά οξέα από [¹⁴C] οξικό ALLAS IN VITRO (εξωσωματικά).

Ο HENDERSON και SARGENT (1981) αναφέρουν ότι περισσότερη [¹⁴C] ALANIN παρά [¹⁴C] γλυκόζη μετατράπηκε σε λιπαρά οξέα από μέρη ήπατος πέστροφας IN VITRO (εξωσωματικά), δείχνοντας έτσι την δράση της λύασης του κιτρικού ATP σ' αυτόν τον ιστό και ότι τα αμινοξέα είναι η προτιμητέα πηγή άνθρακος για την βιοσύνθεση των λιπαρών οξέων. Συνο- λικά οι ακριβείς λεπτομέρειες που αφορούν την δημιουργία του ακετυλο- συνενζύμου Α για την σύνθεση των λιπαρών οξέων, δεν είναι ακόμα αρ- κετά ευκρινείς.

Το NADPH για την σύνθεση των λιπαρών οξέων γεννιέται από τέσσε- ρεις αφυδρογονάσεις του διαλύτου κυτταροπλάσματος: γλυκόζη-6- φωσφο- ρική αφυδρογονάση, 6-φωσφογλυκονικό αφυδρογονάση, μαλιικά ένζυμα, ισοκιτρικό άλας αφυδρογονάση. Αυτά τα ένζυμα είναι όλα δραστικά στο

στο συκώτι της πέστροφας (BALDWIN και REED 1976) COHO SALMON (LIN ET AL 1977 α, β) χέλι (ASTER και MOON 1976 ABRAHAM ET AL 1984) και CHANNEL CATFISH (γατόψαρο) (LIKIMANI και WILSON 1982). Όπως στα θηλαστικά, τα λιπαρά οξέα ή συνθέτονται DENOVO ή φτάνοντας στο κύτταρο προσχηματισμένα από την δίαιτα εστεροποιούνται από τα ψάρια σε γλυκερίνη 3-φωσφορικό (άλας) σχηματίζοντας τριγλυκερίδια ή φωσφολιπίδια. Η γλυκερίνη-3-φωσφορικό (άλας) ίσως να προέρχεται από την διαιτητική γλυκόζη διαμέσου της γλυκόλυσης ή από τους προάγγελους των αμινοξέων κατά την διάρκεια της γλυκογονογένεσης.

Η γλυκερίνη σχηματίζεται και με τις δύο αυτές οδούς μέσα στο εντερικό βλεννογόνο της πέστροφας που ταΐστηκε με καλανοειδή τριγλυκερίδια στα βλενογονικά κύτταρα.

Λαμβάνοντας υπόψη την τάση των ψαριών για την γλυκογονογένεση από τα αμινοξέα, μπορεί αυτό να είναι ένα σημαντικό μονοπάτι για τον σχηματισμό της γλυκερίνης κατά την βιοσύνθεση των γλυκερινολιπών στα ψάρια γενικώς.

Λεπτομερείς βιοσυνθετικοί οδοί για τα διαφορετικά φωσφολιπίδια των ψαριών δεν έχουν μελετηθεί ειτεταμένα. Αν και οι οδοί πιθανώς να είναι όμοιοι στα θηλαστικά και στα ψάρια η υπεροχή των μεγάλων σε αλυσίδα ω3 PUFA στα φωσφολιπίδια των ψαριών ίσως να αντανακλούν ιδιαιτερότητες στις κυκλοτρανσφεράσες που εμπλέκονται.

3.1.2 Θέσεις της λιπογένεσης

Μελέτες έχουν συγκρίνει τις λιπογόνους ικανότητες του ήπατος και του λιπώδους ιστού των ψαριών που θεωρούνται σαν οι κύριες θέσεις λιπογένεσης στα θηλαστικά.

Οι LIN ET AL 1977 μέτρησαν τις δράσεις της συνθετάσης των λιπαρών οξέων, της λύσεως του κυτρινικού ATP, του μαλινού ενζύμου της γλυκόζης-6-φωσφορικό (άλας) αφοδρογονάσης σε ομοιογεννοποιήματα ήπατος και λιπώδους ιστού από το COHO SALMON και βρήκε ότι οι δράσεις όλων αυτών των ενζύμων ήταν κατά πολύ υψηλότερες στο ήπαρ από ότι στο λιπώδη ιστό. Η επιβεβαίωση των αποτελεσμάτων των ενζυμικών δράσεων στο COHO SALMON έγινε με την μελέτη της συσσώρευσης τριτίου (σημασμένου) υδρογόνου (H_3) από H_3O (νερό με τριτίο ραδιενεργό υδρογόνο) μέσα στα λιπαρά οξέα, (μέτρο της συνολικής σύνθεσης των λιπαρών οξέων ανεξάρτητα από την πηγή υδατάνθρακος) από το ήπαρ και τον λιπώδη ιστό IN VITRO. Η αναλογία συσσώρευσης του τριτίου μέσα στα ηπατικά λιπαρά οξέα ήταν περίπου 30 φορές μεγαλύτερη αυτής στα λιπαρά οξέα του λιπώδους ιστού.

Σε παρόμοια αποτελέσματα όσων αφορά την υπεροχή της λιπογόνου δράσης του ήπατος, έφτασαν ο LIKIMANI και ο WILSON στα πειράματα τους σε CHANNEL CATFISH (γατόψαρο), καθώς επίσης και οι ASTER και MOON 1981 σε πειράματα σε χέλια.

Ο HENDERSON και ο SARGENT αναφέρουν ότι τα επίπεδα συσσώρευσης της $[C]^{14}$ γλυκόζης, $[C]^{14}$ αλανίνης, $[C]^{14}$ παλμιτικού οξέος και νερού με τριτίο μέσα στα γλυκερίδια της πέστροφας ήταν υψηλότερα στα μέρη του ήπατος από ότι του λιπώδους ιστού όταν εκφράστηκαν με βάση το βάρος του ιστού. Εντούτης ο λιπώδης ιστός της πέστροφας δείχνει μια μεγάλη ικανότητα για την πρόσληψη και την εστεροποίηση του $[^{14}C]$ παλμιτικού οξέος σε τριγλυκερίδια IN VITRO και μετατρέπει μια υψηλότερη αναλογία σε συγχωνευμένη $[^{14}C]$ ανθρακική γλυκόζη σε τριγλυκερίδια-γλυκερίνη από ότι τα τμήματα του ήπατος (HENDERSON και SARGENT 1981). Έτσι ο λιπώδης ιστός της πέστροφας είναι προσαρμοσμένος για την πρόσληψη και την αποθήκευση όταν τα τριγλυκερίδια των λιπαρών οξέων προέρχονται είτε από την δίαιτα είτε από DE NOVO βιοσύνθεση στο ήπαρ.

Το εντερικό επιθήλιο στα τελεοστέα ψάρια είναι μια θέση συνθέσεως λιπών αφού τα απορροφημένα λιπαρά οξέα επανεστεροποιούνται σε τριγλυκερίδια σ' αυτό τον ιστό (SARGENT ET AL 1972 RAHN : ET AL 1973, BAYERMEISTER και SARGENT 1979 α, SIRE ET AL 1981). Όταν τα τριγλυκερίδια πέπτονται από τα ψάρια χρησιμοποιώντας την λιπάση των τριγλυκεριδίων (LEGER ET AL 1979) τότε ο δρόμος της μονο ακυλογλυκερίνης μπορεί να αναμένεται για να χρησιμοποιηθεί η σύνθεση των τριγλυκεριδίων. Εντούτης αν η ολοκληρωμένη υδρόλυση διαιτητικών τριγλυκεριδίων για να ελευθερώσουν λιπαρά οξέα και γλυκερίνη λάβει χώρα κατά την δράση της μη ειδικής λιπάσης τότε η οδός της γλυκερίνης 3-φωσφορικού (άλας) θα είναι ο σημαντικότερος δρόμος σύνθεσης των τριγλυκεριδίων (SIRE ET AL 1981).

Ειδικοί παράγοντες εμπλέκονται στην λιπογένεση κατά την διάρκεια της γοναδικής ανάπτυξης. Το περιεχόμενο λίπους και η σύνθεση των αυγών των ψαριών διαφέρει ανάμεσα στα είδη με υψηλά επίπεδα τριγλυκεριδίων συνήθως να βρίσκονται σε αυγά με υψηλό περιεχόμενο λίπους (TOCHER και SARGENT 1984b).

Τα λίπη που μεταφέρονται στην ωοθήκη από το ήπαρ σαν προάγγοι της γέννησης της λεκίθου των αυγών ήταν περιεχόμενα άλλων λιποπρωτεϊνών του πλάσματος, και αποτελούν μια μεγάλη πηγή λίπους των αυγών, αν και οι ωοθήκες της πέστροφας του γλυκού νερού και του θαλασσινού BLENNY (σαλιάρα) (SHACKLEY και KING 1979) μπορούν να συνθέτουν τα λίπη DE NOVO.

Κατά την διάρκεια της διαδικασίας της αύξησης και της ανάπτυξης των ιστών των ψαριών, η σύνθεση των φωσφολιπιδίων είναι απαραίτητη για το σχηματισμό των βιομεμβρανών. Ακόμα και στους πλήρη ανεπτυγμένους ιστούς, γίνεται η αντικατάσταση των φωσφολιπιδίων κατά την διάρκεια της συντήρησης των κυττάρων δημιουργώντας λυσοφωσφολιπίδια και ελεύθερα λιπαρά οξέα. Η ανακύκλωση των λυσοφωσφολιπιδίων με άλλα λιπαρά οξέα επιτρέπει την επαναδιευθέτηση της σύνθεσης των φωσφολιπιδίων των λιπαρών οξέων των κυττάρων.

3.1.3 Συνθετάση των λιπαρών οξέων

Η συνθετάση των λιπαρών οξέων, το ενζυμικό σύμπλεγμα υπεύθυνο για την παραγωγή των λιπαρών οξέων DE NOVO έχει μελετηθεί λιγότερο στα ψάρια απ'οτι στα θηλαστικά ή στους μικροοργανισμούς για τα οποία υπάρχουν πλούσια στοιχεία (WAKIL ET AL 1983).

Τα λιπαρά οξέα των σπονδυλοζώων που έχουν μοριακό βάρος από 4 έως 5×10^5 συνθέτονται από δύο ταυτόσημες υπομονάδες, και παράγουν κυρίως ελεύθερο παλμιτικό οξύ μαζί με λιγότερα ποσά στεαρικού και μυριστικού οξέως. Οι WILSON και WILLIAMSON (1970) καθόρισαν το σύμπλεγμα της συνθετάσης των λιπαρών οξέων από το ήπαρ του καλιανίου (PLEURONECTES PLATESSA) και το επώασε με [^3H]ACETYL-CoA MOLONYL-CoA και NADPH. Τα μονά προιόντα της ραδιενέργειας που ανιχνευτικά ήταν 16:0 και 18:0 στην αναλογία 3:2.

Η συνθετάση των λιπαρών οξέων του ήπατος του γατόψαρου παρήγαγε περισσότερο 18:0 απ'οτι 16:0 από το [^{14}C] οξικό άλας IN VITRO (WARMAN και BOTTINO 1978). Έτσι η συνθετάση των λιπαρών οξέων του ήπατος των ψαριών μοιάζει με αυτή των θηλαστικών, αν και το μήκος της αλυσίδας των κορεσμένων λιπών ίσως να διαφέρει στην αναλογία και στο εύρος.

3.1.4 Αποκορεσμός και επιμήκυνση των λιπαρών οξέων

Τα ψάρια αφομοιώνουν μια πληθώρα ακόρεστων λιπαρών οξέων που μπορούν να ενσωματωθούν κατευθείαν σε σωματικά λιπίδια όπως επίσης μπορούν και να διαμορφώσουν τα διαιτητικά λιπαρά οξέα και τα προιόντα ενδογενούς σύνθεσης με τον αποκορεσμό και την επιμήκυνση της ανθρακικής αλυσίδας σε πλέον πολυακόρεστα λιπαρά της ίδιας σειράς.-

Οι SAXENA και ZANDEE (1971) πειραματιζόμενοι με 16:0 σημασμένο

με ^{14}C ανακάλυψαν 16:1 και 18:1 λιπαρά οξέα στον κυπρίνο, τα οποία ήταν προϊόντα δράσης της συνθετάσης λιπαρών οξέων σε 18:0 και εν συνέχεια αποκορεσμός και επιμήκυνση του προϊόντος αυτού.

Τα ψάρια δεν διαθέτουν τις απαραίτητες δεσатуουράσες για το σχηματισμό των 18:2 ω 6 και 18:3 ω 3 λιπαρών οξέων. Συνεπώς όλα τα ω 3 και PUFA στα λιπίδια των ψαριών προέρχονται εξ'ολοκλήρου από ω 6 και ω 3 PUFA που σχηματίζονται σε φυτά. Οι βιοχημικοί οδοί για τον αποκορεσμό και την επιμήκυνση φαίνονται στο σχήμα 3.2.

3.1.5 Επίδραση των διαιτητικών λιπών

Η δράση της ακετυλο-CoA κορβοξυλάσης στο συκώτι της πέστροφας αναστέλλεται όταν αλλάζει η δίαιτα του ψαριού από αυτή χωρίς λιπαρά οξέα σε δίαιτα περιέχουσα 9% λιπίδια (POSTON και Mc CARTNEY, 1974).

Ο LIN ET AL (1977) τάισε σολωμό (COHO SALMON) με διαφορετικές δίαιτες που περιέχουν ίσα ποσά πρωτεϊνών (42, 9% σε συνολικές θερμίδες) και τα ποσά των λιπών να έχουν εύρος από 11,5 έως 46% σε συνολικές διαιτητικές θερμίδες, βρίσκοντας ότι ηπατικές δράσεις της συνθετάσης των λιπαρών οξέων και του NAPPH παραγωγή ενζύμων, με εξαίρεση της ισοκιτρικής αφυδρογονάσης, αναστάλησαν από την δίαιτα με το υψηλότερο περιεχόμενο λίπους. Ο LIN ET AL (1977b) βρήκε ότι χρειάστηκε μερικές εβδομάδες για τις διαφορές στους ρυθμούς των λιπογεννητικών ενζύμων IN VITRO να γίνουν σημαντικοί όταν οι δίαιτες του COHO SALMON άλλαξαν από υψηλές σε υδατάνθρακες σε υψηλές σε λίπη.

Ο ρυθμός της εστεροποίησης του σημασμένου με ^{14}C παλμιτικού οξέος μέσα στα τριγλυκερίδια του λιπώδους ιστού της πέστροφας αυξήθηκαν IN VITRO απευθείας με το επίπεδο του λίπους στην δίαιτα (HENDERSON και SARGENT 1981). Έτσι δίαιτες πλούσιες σε λιπαρά αναστέλουν την DENOVO (εκ νέου) σύνθεση λιπαρών οξέων αλλά επιτρέπουν την απόθεση στο λιπώδη ιστό των διαφορετικών τριγλυκεριδίων.

Μη ανασταλτικά αποτελέσματα παρατηρήθηκαν στην συσσωμάτωση της σημασμένης με [^{14}C] γλυκόζης, αλανίνης ή νερό με τριτίο μέσα στα τριγλυκερίδια των λιπαρών οξέων από κομμάτια ήπατος αυξάνοντας την ποσότητα των λιπών στις δίαιτες από 2 έως 5% (HENDERSON και SARGENT 1981).

Η συνολική εικόνα είναι ότι διαιτητικά λίπη παρεμποδίζουν την σύνθεση των λιπαρών οξέων DE NOVO (εκ νέου) στα ψάρια αλλά τα αποτελέσματα είναι φανερά μόνο όταν το ποσοστό των λιπιδίων στην δίαιτα υπερβαίνει το 10% σε αντίθεση με τα θηλαστικά όπου αυτό συμβαί-

βουδεζάση
λιπαρών οξέων

Fatty acid
synthetase

DIET
18:2 n-6

DIET
18:3 n-3

Desaturase

16:0 — 18:0

Δ 9

16:1
(n-7)

18:1 → 20:1 → 22:1

18:2 → 20:2 → 22:2

18:3 → 20:3 → 22:3

Δ 6

18:2 → 20:2 → 22:2

18:3 → 20:3 → 22:3

18:4 → 20:4 → 22:4

Δ 5

20:3 → 22:3

20:4 → 22:4

20:5 → 22:5

Δ 4

22:4

22:5

22:6

n-9

n-6

n-3

Πιθανά δύο οικοδοστοί και ενζύματα των λιπαρών οξέων
Δ. Δείχνουν ροστές ανεπάρκειες των ενζύμων ή της προέλευσης
των λιπαρών οξέων. Τα Πιτάκια του οικοδοστού αντιπροσωπεύουν
μόνο τα κόκκινα ροστές

Σχήμα 3.2

νει με δόσεις 2,5% σε λιπίδια (FARID ET AL 1978).

3.1.6 Επίδραση της νηστείας

Μείωση στις δράσεις της συνθετάσης των λιπαρών οξέων, της αφυδρογνώσεως-6-φωσφορικής γλυκόζης ή της αφυδρογνώσεως της 6-φωσφογλυκόνης δεν παρατηρήθηκαν στα συκώτια των σολωμών (COHO SALMON) μετά από νηστεία 2 ημερών, αλλά σημαντικές μειώσεις παρουσιάστηκαν μετά από 23 ημέρες στέρησης φαγητού (LIN ET AL 1977b). Ωστόσο στο ήπαρ των Ευρωπαϊκών χελιών αντιδράσεις της αφυδρογνώσεως της 6-φωσφορικής γλυκόζης της αφυδρογνώσεως της 6-φωσφογλυκονικής, της αφυδρογνώσεως της 3-φωσφορικής γλυκερίνης και της λυάσης του κιτριικού ATP δεν άλλαξαν μετά από νηστεία μιας έως τριών εβδομάδων, ενώ οι δράσεις ειδικών ενζύμων για το σχηματισμό λιπαρών οξέων, ήταν σημαντικά ελαττωμένες (ABRAHAM ET AL 1984).

3.2 Κινητοποίηση των αποθεμάτων λίπους

Τα ψάρια όντας ποικιλόθερμα μπορούν να επιβιώσουν περισσότερο χρόνο χωρίς φαγητό από τα ομοιόθερμα ζώα, και για πολλά ψάρια η περίοδος νηστείας κατά την διάρκεια των χειμερινών μηνών είναι μέρος του φυσικού κύκλου της ζωής τους. Μη διατροφικές μεταναστεύσεις ωτοκίας είναι τυπικές σε αρκετά είδη ψαριών. Η αξιοποίηση των υδατανθράκων των πρωτεΐνων, και των αποθεμάτων λίπους κατά την διάρκεια νηστείας στα ψάρια έχει ανασκοπηθεί από τον LORE (1980).

3.2.1 Νηστεία

Η μείωση των λιπών κατά την διάρκεια νηστείας έχει περιγραφεί σε πολλά είδη ψαριών και γλυκού και θαλασσινού νερού, περιλαμβάνοντας την ρέγνα (WILKINS 1976) την τιλαπιά (SATO ET AL 1984) την πέστροφα (JEZIERSKA ET AL 1982) και το ευρωπαϊκό χέλι (DAVE ET AL 1975). Μια αντίστροφη σχέση υπάρχει μεταξύ του περιεχομένου του λίπους και του νερού στα ψάρια όπου τα καταβολισμένα λίπη αντικαθίστανται από ίση ποσότητα νερού (LOVE 1980, WILKINS 1967, SATO ET AL 1984), και αυτό εξηγείται απλά από την μοριακή στοιχειομετρία της οξειδωσης των λιπαρών οξέων σε H₂O και CO₂ (SARGENT 1976).

Ο JEZIERSKA ET AL (1982) αναφέρει εντονότερη μεταίχνηση συσσωρευμένων λιπών από τον περιπλαχνικό λιπώδη ιστό σε σχέση με το

ήπαρ ή τον μυ κατά την διάρκεια νηστείας 48 ημερών σε εκτρεφόμενη πέστροφα.

Ασχέτως από τον ιστό ή το είδος, τα τριγλυκερίδια που αποτελούν την επικρατούσα μορφή των λιπών σε απόθεμα, κινητοποιούνται πάντοτε πριν από τα φωσφολιπίδια κατά την διάρκεια της νηστείας. Εντούτοις, σε μερικά είδη, υπάρχει μια προφανής επιλεκτικότητα στα λιπαρά οξέα που κινητοποιούνται. Για παράδειγμα στην πέστροφα τα κορεσμένα λιπαρά οξέα κινητοποιήθηκαν σε προτίμηση άλλων ειδών λιπαρών οξέων από τα περιπλαχνικά λίπη, ενώ τα κύρια λιπαρά οξέα που μειώθηκαν από τα λίπη του μυ και του ήπατος ήταν 16:1, 18:1 και 20:1 (JEUERKA ET AL 1982).

3.2.2 Ωρίμανση των γονάδων

Η παρατεταμένη νηστεία που επιβλήθηκε σε ψάρια μείωσε την μεταγενέστερη αναπαραγωγική ικανότητά τους, εξαιτίας της εναπόθεσης ανεπαρκών αποθεμάτων στις γονάδες, περιλαμβάνοντας και τα λίπη (SCOTT 1962, WILKINS 1967).

Σε ψάρια με επαρκή αποθέματα λίπους παρουσιάζεται μια αξιοσημείωτη μείωση στο ποσοστό του συνολικού λίπους του σώματος και μια αντίστοιχη αύξηση του περιεχομένου του νερού κατά την διάρκεια της γοναδικής ανάπτυξης.

Ο SHATUNARSKIY (1971) μελέτησε τις αλλαγές στο περιεχόμενο και την σύνθεση του λίπους της μουρούνας της Βαλτικής, πάνω από μια περίοδο 4 μηνών, όταν η ωρίμανση των γονάδων έλαβε χώρα κατά την απουσία παροχής τροφής. Το 20% του λίπους που κινητοποιήθηκε από το συνολικό απόθεμα λίπους του σώματος εναποθετήθηκε στις γονάδες, ενώ το 80% που παρέμεινε χρησιμοποιήθηκε για την παραγωγή ενέργειας, με το ένα μισό του τελευταίου ποσοστού να χρησιμοποιείται για το σχηματισμό των γοναδικών συστατικών.

Η επιλογή σε συγκεκριμένα λιπαρά οξέα είναι προφανής στην κινητοποίηση των λιπών κατά την διάρκεια της γοναδικής ανάπτυξης. Εμφανές είναι οι διαφορές στην κινητοποίηση των λιπαρών οξέων σύμφωνα με το κατά πόσο τα λιπαρά οξέα απαιτούνται καθαρά για την παραγωγή ενέργειας ή για την ενσωμάτωση στο υλικό των γονάδων.

Ένας σημαντικός παράγοντας στην επιλεκτικότητα είναι ότι ενώ τα αποθέματα λίπους στα ώριμα ψάρια είναι γενικώς τριγλυκερίδια, τα σημαντικότερα λίπη στα αυγά είναι συχνά τα φωσφολιπίδια. Έτσι το ποσοστό των PUFA των λιπών που εναποθετήθηκαν στις γονάδες αναπόφε-

κτα υπερβαίνει αυτό των αποθεμάτων των ελαίων του σώματος των ψαριών, με άλλα λόγια τα PUFA εναποτίθενται επιλεκτικά στις γονάδες.

3.2.3 Ορμονικά ευαίσθητη λιπάση

Στα θηλαστικά η κινητοποίηση των αποθεμάτων του λίπους από το λιπώδη ιστό προκαλείται από μια ενδοκυτταρική λιπάση η οποία είναι ευαίσθητη στις λιπολυτικές ορμόνες όπως η αδρεναλίνη και γλυκαγόνη. Αυτή η ορμονικά ευαίσθητη λιπάση διαφέρει από την λιποπρωτεϊνική λιπάση στο ότι είναι ανθεκτική σε υψηλές συγκεντρώσεις αλάτων και έχει ένα διαφορετικό άριστο ΡΗ. Το υπόστρωμα για την ορμονικά ευαίσθητη λιπάση είναι ενδοκυτταρικά τριγλυκερίδια τα οποία υδρολύονται σε ελεύθερα λιπαρά οξέα και γλυκερίνη κατά την διάρκεια της κινητοποίησης. Μια λιπάση τριγλυκεριδίων έχει απομονωθεί από τον μεσεντερικό λιπώδη ιστό της STEELHEAD TROUL (SHERIDAN και ALLEN 1984) όπως επίσης λιπάση υδρολυόμενων τριγλυκεριδίων εντοπίσθηκε στο ερυθρό μυ της πέστροφας η οποία έχει βελτιστο ΡΗ ίσο με 7 αν και αναστέλλεται από NaF.

Η επιρροή των ορμονών στην δράση των λιπασών των ιστών του ήπατος του λιπώδους ιστού και του μυ δεν είναι πλήρως προσδιορισμένη αν και η νοραδρεναλίνη, η αδρεναλίνη, η κορτικοτροπίνη και η γλυκαγόνη δεν αύξαναν την λιπόλυση των τριγλυκεριδίων στον λιπώδη ιστό των ψαριών.

3.2.4 Μηχανισμός μεταφοράς λιπιδίων

3.2.4.1 Νηστεία

Τα τελεοστέα μοιάζουν στα μεγαλύτερα θηλαστικά στο ότι παρατηρείται μια αύξηση στην συγκέντρωση των λιπαρών οξέων του πλάσματος στην νηστεία. Στην υριδίζουσα πέστροφα αυτή η αύξηση είναι παρατηρήσιμη μέσα σε 5 ημέρες κατακράτησης φαγητού, (BILINSKI και GARDNER 1968). Παρομοίως στο λαβράκι (DICENTARHUS LABRAX) η νηστεία για 40 ημέρες αύξησε την συγκέντρωση των λιπαρών οξέων στο πλάσμα για 65% περίπου μαζί με μια τριπλάσια έως επταπλάσια αύξηση της συγκέντρωσης της γλυκερίνης στο πλάσμα (ZAMMIT και NEWSHOLME 1979). Εντούτοις πάνω από μεγαλύτερες περιόδους νηστείας (μήνες) η συγκέντρωση των λιπαρών οξέων του πλάσματος μειώνεται έναντι των τιμών που παρατηρήθηκαν πριν την νηστεία (BILINSKI και GARDNER 1968, ZAMMIT και

NEWSHOLME 1979).

3.2.4.2 Γοναδική ωρίμανση

Η συγκέντρωση των λιπών στο πλάσμα μερικών ειδών ψαριών περιλαμβάνοντας την μουρούνα και το FLOUNDER (PETERSON και EMMERSEN 1977) αυξάνει κατά την διάρκεια της υποτροπής των ωοθηκών και συνήθως εξασθενίζει κατά την διάρκεια της πραγματικής περιόδου ωοτοκίας.

Οι αυξημένες συγκεντρώσεις των λιπών του πλάσματος που παρατηρήθηκαν κατά την διάρκεια της υποτροπής των ωοθηκών μπορεί να συσχετισθεί απευθείας με τα αυξημένα επίπεδα οιστρογόνων του πλάσματος. Τα οιστρογόνα που παράγονται από την ωοθήκη επιφέρουν τον σχηματισμό στο ήπαρ της βιτελογενίνης που είναι ο πρόδρομος της λειθού του αυγού. Η βιτελογενίνη και ο ρόλος της στο σχηματισμό της λειθού των αυγών στα ψάρια έχει αναφερθεί από τον NG και IDLER (1983). Η βιτελογενίνη είναι μια λιποφωσφοπρωτεΐνη και μια σημαντική πηγή για τα λίπη των αναπτυσσόμενων αυγών. Κατά την ανάπτυξη των ωοθηκών στα ψάρια και απουσία διαιτητικής εισαγωγής λιπών, μια αναλογία λιπαρών οξέων που κινητοποιήθηκαν από τα εξωηπατικά αποθέματα - ηπατικά στην περίπτωση της μουρούνας - χρησιμοποιούνται στο ήπαρ για την σύνθεση της βιτελογενίνης. Αν και η βιτελογενίνη είναι ένας φορέας λίπους της ωοθήκης, άλλες λιποπρωτεΐνες του πλάσματος μπορεί επίσης να δράσουν σαν μεταφορείς λιπών στις ωοθήκες (LEGER ET AL 1981 α). Η πρόσληψη της βιτελογενίνης από τον ορό στο αναπτυσσόμενο ωοκύτταρο στους τελεοστέους συμβαίνει με μια διαδικασία μικροπινοκύτωσης: περικυκλώνονται τα μόρια της βιτελογενίνης συγχωνεύοντάς τα με την επιφάνεια του ωοκυττάρου σε συγκεκριμένες θέσεις υποδοχέων και απορροφούνται μέσα στο κύτταρο σαν μικρές λειθίκες σφαίρες οι οποίες επακόλουθα συγχωνεύονται για να σχηματίσουν μια μάζα λειθού (WALLACE και SELMAN 1981).

3.3 Οξειδωση των λιπαρών οξέων

Η οξειδωση των λιπαρών οξέων παίζει ένα σημαντικό ρόλο στην παροχή ενέργειας στους ιστούς των ψαριών. Στους τελεοστέους, η οξειδωση των λιπαρών οξέων συνεπώς εξασφαλίζει αρκετή από την ενέργεια για τις αργές ρυθμικές συσπάσεις οι οποίες είναι χαρακτηριστικά του καρδιακού και του κόκκινου μύος που έχουν υψηλότερη ικανότητα οξειδωσης των λιπαρών οξέων από ότι οι λευκοί μύες, το νεφρό ή το συκώτι.

3.3.1 Σύστημα μιτοχονδρίων

Οι BILINSKI και JONAS (1970) απέδειξαν ότι τα μιτοχόνδρια που απομονώθηκαν από τον πλευρικό γραμμικό μυ των ψαριών οξειδώνουν ενεργητικά τα 16:0 και 18:0 λιπαρά οξέα σε CO₂ και ότι η οξείδωση διεργάζεται κατά πολύ από το συνένζυμο A και την καρνιτίνη. Αυτό υποδηλώνει ότι η οξείδωση των λιπαρών οξέων στα μιτοχόνδρια των ψαριών προχωράει διαμέσου της διόδου της β-οξείδωσης, η οποία είναι επαρκώς αποδεδειγμένη για τα θηλαστικά (GAW και JAMES 1980), (σχήμα 3.3).

Το ένζυμο που είναι υπεύθυνο για την μετατόπιση των λιπαρών οξέων κατά μήκος της μιτοχονδριακής μεμβράνης είναι η καρνιτινική ακυλοτρανφεράση και θεωρείται ότι ελέγχει τον βαθμό της β-οξείδωσης στα μιτοχόνδρια των θηλαστικών (McGARY και FOSTER 1980). Το ένζυμο είναι ενεργό και στα είδη των τελεοστέων και στα είδη των ελασματοβραγχίων, αλλά βρίσκεται μόνο στους μύες των τελεοστέων (ZAMMIT και NEWSHOLME 1979, HENDERSON ET AL 1984b).

Το PUFA 22:6ω3 είναι επίσης γνωστό ότι σαν υπόστρωμα για οξείδωση στα μιτοχόνδρια από τον ερυθρό μυ κίνησης της τιλάπιας, της πέστροφας και του λαβρακίου, είναι κατώτερο του 18:1ω9 (MURATA 1979). Εφόσον το 22:6ω3 είναι ιδιαίτερα άφθονο στα φωσφολιπίδια παίζοντας έτσι ένα ρόλο κλειδί στην συντήρηση της δομής των βιομεμβρανών, μπορεί να θεωρηθεί ότι η οξείδωσή του είναι περιορισμένη στους ιστούς του ψαριού, ενώ τα μονοακόρεστα τα οποία είναι περισσότερο συσχετισμένα με τα ουδέτερα λίπη, οξειδώνονται γρήγορα για την παροχή ενέργειας.

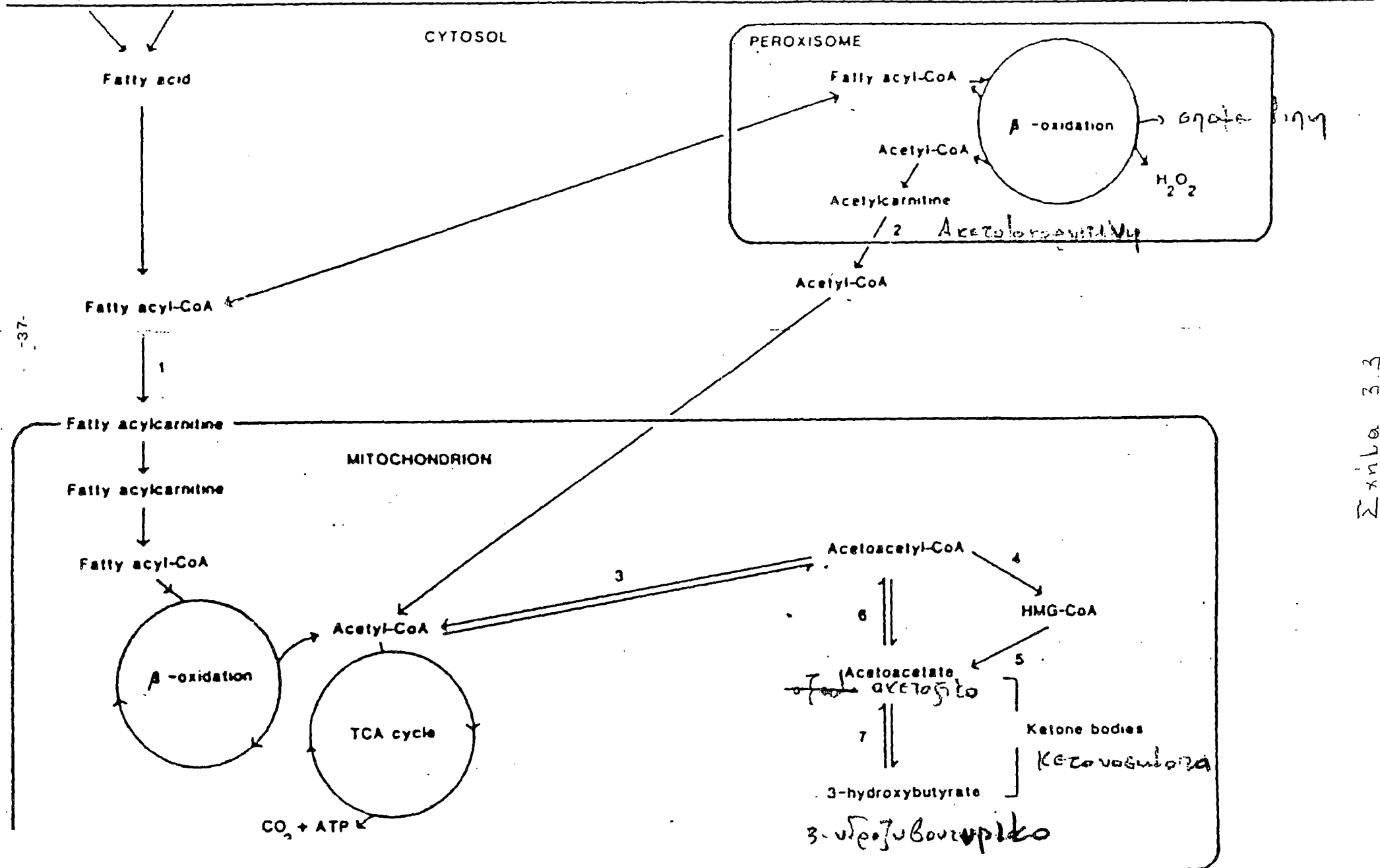
3.3.2 Σύστημα υπεροξειδωμάτων

Το σύστημα της β-οξείδωσης των λιπαρών οξέων που εντοπίζεται στα υπεροξειδιοσώματα διαφέρει σε μερικές διεργασίες από αυτές που εντοπίζονται στα μιτοχόνδρια (OSUMI και HOSHOMOTO 1984): (α) η καρνιτίνη δεν εμπλέκεται στην μεταφορά των λιπαρών οξέων μέσα στα υπεροξειδιοσώματα (β) το πρώτο βήμα της αφυδρογόνωσης των λιπαρών ακυλ-CoA οξειδάση, η οποία αναμιγνύει κατευθείαν μοριακό οξυγόνο και παράγει υπεροξειδίο του υδρογόνου (γ) τα λιπαρά οξέα των υπεροξειδιοσωμάτων είναι ανεπηρέαστα στους αναστολείς των αλυσίδων μεταφορών ηλεκτρονίων, όπως οι κυανιούχες και (δ) το σύστημα των υπεροξειδιοσωμάτων έχει χαμηλότερη δραστηριότητα με μικρής αλυσίδας (C₈ ή μικρότερες) ακυλ-CoA, όπως NADH άλας, πρέπει να μεταφερθούν στα

ΗΜG-CoA γδωρτυκεδωδλουζαει. CoA (2) ωτυτρανφεραση των καρβυλικης (2) ακετυλτρανφεραση των καρβυλικης. (3) ζωανδωλο ακετυλακετυλ-CoA των δειολαβη. (4) ΗΜG-CoA δωδερλαση (5) ΗΜG-CoA δωδωβη (6) 3-οδω υδω τρανσφεραση (7) 3 δρωδωβουκυρικο αφιδρωτηραση

(Απο Henderson και Sargent 1985)

100% β -oxidation
Lipid Diet



-37-

Σημω 3.3

μιτοχόνδρια και να χρησιμοποιηθούν εκεί για το σχηματισμό του ATP (σχήμα 3.3).

Ο ρυθμός της οξειδωσης του υπεροξειδιοσωματικού παλμιτοκυλ-CoA είναι αρκετά χαμηλότερος από αυτόν της μιτοχονδριακής καρνιτινικής παλμιτυλτρανσφοράσης στα συκώτια της πέστροφας και της μουρούνας καταβολίζονται ουσιώδη ποσά σε 22:1 (HENDERSON ET AL 1984b, HENDERSON και SARGENT 1985).

Κάτω από συνήθης φυσιολογικές συνθήκες, ο όγκος των λιπαρών οξέων στο συκώτι των ψαριών οξειδώνεται από το μιτοχονδριακό σύστημα. Εισαγωγή στο υπεροξειδιοσωματικό σύστημα μπορεί να λάβει χώρα στα ψάρια όταν οι δίαιτες είναι πλούσιες σε λίπη αλλά σχετικά ελλειπής σε PUFA. Αυτό είναι κατά βάση μια προσαρμοστική αντίδραση από τα ψάρια παρά παθολογική κατάσταση, αν και είναι μια ένδειξη μερικής ανωμαλίας στα διαιτητικά λίπη.

3.4 Διαιτητική ενέργεια

Η εν μέρη αντικατάσταση της διαιτητικής πρωτεΐνης από λίπη έχει εξεταστεί σε πολλά είδη ψαριών για να βρεθεί το άριστο επίπεδο διαιτητικών λιπιδίων που θα επιτρέψουν στην πρωτεΐνη να χρησιμοποιείται άριστα για την ανάπτυξη χωρίς να εναποτίθενται στους ιστούς υπερβολικό λίπος (COWEY και SARGENT 1979 WATANABE 1982). Οι COWEY και SARGENT (1979) έφτασαν στο συμπέρασμα ότι γενικά 10-20% λιπίδια στις δίαιτες των ψαριών δίνουν άριστα αποτελέσματα στην χρησιμοποίηση της πρωτεΐνης και σε ρυθμούς ανάπτυξης χωρίς ανεπιθύμητες αλλαγές στην σύνθεση του σώματος.

Ο TAKEUCHI ET AL (1978) τάϊσε πέστροφες με δίαιτες που περιείχαν 54% καζεΐνη, και λίπη από 5 έως 20%, και έδειξαν ότι η ανάπτυξη και οι ρυθμοί μετατροπής της τροφής ήταν υψηλοί στα ψάρια που έλαβαν 20% διαιτητικά λίπη, αλλά χαμηλοί σ'αυτά που ετράφησαν με 5% λίπη. Τα ψάρια που έλαβαν 20% λίπη έχουν επίσης υψηλά επίπεδα σπλαχνικών λιπών. Οι ίδιοι μελετητές διαφοροποίησαν τα ποσά των λιπών (5-20%) σε δίαιτες διαφορετικές σε περιεχόμενο πρωτεϊνών (16-48%) και περιέγραψαν ότι η βέλτιστη αναλογία πρωτεϊνών προς λίπη στις δίαιτες της πέστροφας ήταν 35:15-20% (TAKEUCHI ET AL 1978b). Σ'αυτά τα επίπεδα λίπους το περιεχόμενο της πρωτεΐνης θα μπορούσε να μειωθεί από 48 σε 35% χωρίς καμιά μείωση στην προσθήκη βάρους. Σε περισσότερα πειράματα διατροφής που χρησιμοποιήθηκαν δίαιτες με ένα

σταθερό επίπεδο περιεχομένου πρωτεΐνης 35% και διαφοροποιώντας τα ποσά των λιπών (5-25%), οι TAKEUCHI ET AL (1978) βρήκαν ότι το ποσοστό των λιπών που ήταν 18% έδωσε τους μέγιστους αυξητικούς ρυθμούς και την μέγιστη κατακράτηση πρωτεϊνών.

Η τελευταία μελέτη δείχνει ότι για την ιριδίζουσα πέστροφα αρχικού βάρους 16gr και σε θερμοκρασία νερού από 11°C έως 14°C, ταΐζοντάς τη με 2,46gr δίαιτας, που περιέχει 0,86gr σε πρωτεΐνη και 0,45gr λίπους στα 100gr ψαριού την μέρα αποδίδει χαρακτηριστικά άριστης ανάπτυξης. Οι TAKEUCHI ET AL (1978α-ζ) χρησιμοποίησαν ένα μίγμα από σόγια και PULLOCK LIVER OIL σαν διαιτητικά λίπη. Η προφανή πεπτικότητα αυτού του λίπους ήταν 98% και η σύνθεση των λιπαρών οξέων ικανοποίησε τις απαιτήσεις του ψαριού σε EFA. Και τα δύο, υδρογονομένα ιχθυέλαια (ελλειπή σε PUFA) και σε βοδινό λίπος μπορούν να αξιοποιηθούν από τον κυπρίνο και την πέστροφα όσο όμως περιλαμβάνεται επαριές πρωτογενές ιχθυέλαιο στην δίαιτα για να ικανοποιήσει τις απαιτήσεις σε απαραίτητα λιπαρά οξέα του ψαριού (TAKEUCHI ET AL 1978). Πέστροφα η οποία συντηρήθηκε για 15 μήνες με δίαιτα που περιείχε 11,5% μερικώς υδρογονομένα έλαια και 3,5% CAPELIN OIL είχε παρόμοιο αναπτυξιακό ρυθμό με ψάρια που ταΐστηκαν 15% CAPELIN OIL (HENDERSON και SARGENT 1984). Εντούτης οι καρδιές και τα συκώτια του γκρούπ των ψαριών που ετράφησαν υδρογονομένα λίπη ήταν μεγαλύτερα αυτών που ετράφησαν με ακατέργαστα ιχθυέλαια και αξιοσημείωτες ήταν οι διαφορές στην σύνθεση των λιπαρών οξέων του σώματος των ψαριών. Η πεπτικότητα του υδρογονομένου λίπους συσχετίζεται με το σημείο τήξεώς του: σε χαμηλές θερμοκρασίες νερού τα έλαια με υψηλό σημείο τήξεως πέπτονται πτωχά. Υδρογονομένα ιχθυέλαια σημείου τήξεως 37°C πέπτηκαν σε περισσότερο από 70% από τον κυπρίνο σε θερμοκρασίες νερού από 12°C εως 28°C (TAKEUCHI ET AL 1979α). Γιαυτό τα υδρογονομένα ιχθυέλαια είναι μια χρήσιμη πηγή ενέργειας όταν συμπληρώνονται με μικρότερα ποσά φυσικών ιχθυέλαιων. Εντούτις μερικά ισομερή των TRANS λιπαρών οξέων, χαρακτηριστικά των μερικώς υδρογονομένων ιχθυέλαιων, εναποτίθενται στα λίπη του σώματος των ψαριών και ίσως να μειώνουν την αποδεκτικότητα του προϊόντος για την κατανάλωση του ανθρώπου.

Ο ρυθμός ανάπτυξης του νεαρού YELLOWTALL (μαγιάτικου) δεν επηρεάζεται από μια μείωση στην διαιτητική πρωτεΐνη από 70 στα 55% όσο κάποιο ποσό από υψηλής ποιότητας λίπους, ισοθερμικό με την παραλειπόμενη πρωτεΐνη, αναπληρωθεί (TAKEDA ET AL 1975). Αυξάνοντας το περιεχόμενο του λίπους της δίαιτας από 0,5 σε 6%, αυτό επιτρέπει το

42% έναντι μόνο του 32% της διαιτητικής πρωτεΐνης να αφομειωθεί από την πρωτεΐνη του σώματος του καλιανίου (BROMLEY 1980). Ο περισσότερος παμφάγος κυπρίνος χρησιμοποιεί τους υδατάνθρακες και τα λίπη αποτελεσματικά σαν διαιτητική πηγή ενέργειας. TAKEUCHI ET AL (1979b) τάϊσε κυπρίνους με δίαιτες σταθερές στο επίπεδο πρωτεΐνης 32%, αλλά διαφοροποιούσε τα ποσά των υδατανθράκων (DEXTRIN) και των λιπών (σογιέλαιο, PALLOCK LIVER OIL). Αυξάνοντας τα λίπη από 5 σε 15% με μια ανάλογη μείωση στους υδατάνθρακες, δεν αύξησε το ρυθμό της ανάπτυξης ή της μετατροπής της τροφής αποδεικνύοντας έτσι ότι ο κυπρίνος αξιοποιεί τους υδατάνθρακες σαν μια αποτελεσματική πηγή ενέργειας.

Οι ενεργειακές ανάγκες των ψαριών αυξάνονται κατά την διάρκεια της γοναδικής ωρίμανσης και ωοτοκίας (PHILLIPS 1972). Η αξιοποίηση των αποθεμάτων λίπους σε πολλά είδη ψαριών κατά την διάρκεια της μη διατροφικής περιόδου της γοναδικής ωρίμανσης που προηγείται της ωοτοκίας απεικονίζει την αυξημένη ανάγκη σε ενέργεια για το σχηματισμό των γονάδων.

Στα καλλιεργούμενα ψάρια, η παροχή τροφής κατά την διάρκεια της περιόδου πριν την ωοτοκία περιορίζει την ανάγκη για κινητοποίηση των αποθεμάτων λίπους.

Οι SMITH ET AL (1979) διατήρησαν εικολαυμένο απόθεμα πέστροφας για 3 χρόνια με δίαιτες υψηλού, μέτριου και χαμηλού ενεργειακού περιεχομένου και έδειξαν ότι τα ψάρια που ετράφησαν με δίαιτα υψηλή σε ενέργεια και πρωτεΐνες παρουσίασαν ένα καλύτερο ρυθμό ανάπτυξης και παρήγαγαν και μεγαλύτερα αυγά από τα ψάρια που συντηρήθηκαν με τις άλλες δίαιτες. Η δίαιτα υψηλής ενέργειας αυτής της μελέτης περιείχε 48% πρωτεΐνες και 16% ιχθυέλαια και έμοιαζε με την σύνθεση της δίαιτας που είναι γνωστή σαν η άριστη για την ανάπτυξη των μη ωοτόκων αποθεμάτων των σαλμονοειδών. Συγκεκριμένες δίαιτες η οποίες διατηρούν καλούς ρυθμούς ανάπτυξης στα ψάρια γενικά θα εξασφαλίζουν αρκετή ενέργεια για την ωρίμανση των γονάδων.

4. ΔΙΑΦΟΡΕΣ ΣΤΗ ΣΥΣΤΑΣΗ ΤΩΝ ΛΙΠΑΡΩΝ ΟΞΕΩΝ ΣΤΑ ΨΑΡΙΑ

4.1 Σύγκριση μεταξύ θαλασσινών και ψαριών γλυκού νερού

Η διαφορά στη σύνθεση των λιπαρών οξέων στα θαλασσινά ψάρια και στα ψάρια του γλυκού νερού έχει παρατηρηθεί από πολλούς μελετητές στο παρελθόν (ACKMAN 1967, GRUGER ET AL 1964, STAUSBY 1967, GRUGER 1967) (πίνακας 4.1)

Αν και όλα τα λίπη των ψαριών περιέχουν περισσότερο $\omega 3$ λιπαρά οξέα από $\omega 6$, είναι προφανές ότι στα ψάρια του γλυκού νερού τα $\omega 6$ λιπαρά οξέα βρίσκονται σε μεγαλύτερα επίπεδα από ότι στα θαλασσινά ψάρια. Ο μέσος όρος της σχέσης $\omega 6/\omega 3$ είναι $0,37 \pm 0,1$ για τα ψάρια του γλυκού νερού και $0,16 \pm 0,1$ για τα θαλασσινά ψάρια.

Η ίδια διαφορά στις τιμές του $\omega 6/\omega 3$ παρατηρήται και για το ίδιο είδος ψαριού όταν αυτό μεταναστεύει από την θάλασσα στα ποτάμια και αντίστροφα. Έτσι η σχέση των PUFA φαίνεται να αλλάζει δραστηνικά στο SWEET SMELT (PLECOGLOSSUS ALTIVELIS) και στο MASU SALMON (ONCORHYNCHUS MASU) καθώς μεταναστεύουν από το ποτάμι στη θάλασσα (OTTA 1976). Έτσι ακόμη και για ένα είδος ψαριού, η αλατότητα φαίνεται να είναι η αιτία για δραματικές αλλαγές στη σύσταση των λιπαρών οξέων.

Η διαφορά αυτή μεταξύ θαλασσινών και ψαριών γλυκού νερού μπορεί απλώς να οφείλεται στην διαφορά της δίαιτάς τους σε περιεκτικότητα λιπαρών οξέων ή να σχετίζεται απευθείας με τις απαιτήσεις, του κάθε είδους ψαριού που έχουν να κάνουν με την προσαρμογή στο περιβάλλον. Τα φωσφολιπίδια γενικώς θεωρούνται ότι είναι δομικά ή λειτουργικά λίπη, που χρησιμοποιούνται ευρύτατα στις κυτταρικές μεμβράνες και στα ενδοκυτταρικά σωματίδια. Τα τριγλυκερίδια είναι τα πιο συχνά συναντούμενα ως συσσωρευόμενα λίπη και αντικατοπτρίζουν την σύνθεση των λιπαρών οξέων της δίαιτας σε βαθμό μεγαλύτερο από τα φωσφολιπίδια. Μεγαλύτερη υποστήριξη στη θεωρία ότι στο θαλασσινό ή υφάλμυρο περιβάλλον υπάρχουν πιο εξειδικευμένες απαιτήσεις για λιπαρά οξέα, κυρίως της σειράς $\omega 3$, δίνεται από τα διατροφικά πειράματα των LALL και BISHOP (1975). Η θνησιμότητα και η μείωση στην ανάπτυξη πεστρόφων, που ταΐστηκαν με καλαμποκέλαιο, ήταν σημαντικά μεγαλύτερη σ'αυτές που ήταν σε θαλασσινό νερό απ'αυτές που ήταν σε γλυκό.

4.2 Σύγκριση μεταξύ ψαριών θερμού και κρύου νερού

Υπάρχουν πολλοί άλλοι παράγοντες εκτός από την αλατότητα που

ΕΝΔΕΙΚΤΙΚΟΣ ΠΙΝΑΚΑΣ ΧΗΜΙΚΗΣ ΣΥΣΤΑΣΗΣ ΨΑΡΙΩΝ

ΕΙΔΟΣ	ΝΕΡΟ %	ΠΡΩΤΕΙΝΕΣ %	ΛΙΠΟΣ %	ΤΕΦΡΑ %
Σολωμός	64,24	21,60	12,72	1,39
Σκουμπρί	71,20	19,36	8,08	1,36
Ρέγγα	74,67	14,55	9,03	1,78
-"- αλίπαστη	46,23	18,90	16,89	16,41
-"- καπνιστή	34,38	36,76	15,74	13,12
Χέλι	57,42	12,83	28,37	0,85
Γλώσσα	79,20	17,26	0,81	0,87
Πέστροφα	80,50	17,52	0,74	0,80
Σαρδέλλα	73,10	22,10	2,33	1,88
Τσιπούρα	67,30	16,80	10,59	4,31
Λαβράκι	75,50	18,35	0,66	1,08

ΠΙΝΑΚΑΣ 4.1

επιδρούν στη σύσταση των λιπαρών οξέων και ειδικά των PUFA. Στους πίνακες I και II τα σολωμοειδή, αν και στο γλυκό νερό, έχουν υψηλότερα επίπεδα PUFA των 20 και 22 ατόμων άνθρακα και χαμηλότερη σχέση $\omega 6/\omega 3$ από άλλα ψάρια. Και αυτό οφείλεται στο ότι είναι ψάρια κρύου νερού. Πολλοί μελετητές έχουν ασχοληθεί με αυτόν τον τομέα, όπως FARKAS και HERODESK 1964, KEMP και SMITH, 1970, LEGER ET AL, 1977 κλπ.

Η γενική θεώρηση ότι βρίσκουμε υψηλότερο ποσοστό PUFA μεγάλης ανθρακικής αλυσίδας στα ψάρια χαμηλών θερμοκρασιών είναι πλέον αποδεδειγμένο. Η σχέση $\omega 6/\omega 3$ μειώνεται με την μείωση της θερμοκρασίας, και αν η σύνθεση των λιπαρών οξέων στο σώμα αντικατοπτρίζει και τις απαιτήσεις του ψαριού σε EFA (απαραίτητα λιπαρά οξέα) τότε φαίνεται πως με την μείωση της θερμοκρασίας αυξάνονται και οι απαιτήσεις σε EFA (απαραίτητα λιπαρά οξέα).

4.3 Οι επιδράσεις του βάθους-πίεσης στα λίπη των ψαριών

Ένας άλλος εξωτερικός-περιβαλλοντικός παράγοντας που παρατηρήθηκε ότι επηρεάζει την σύνθεση των λιπαρών οξέων στα ψάρια είναι το βάθος. Ο LEWIS (1962, 1967) ανέλυσε τα λίπη πολλών θαλασσινών ειδών, αλιευμένα από διαφορετικά βάθη. Βρήκε ότι τα μέσης αλυσίδας κορεσμένα λιπαρά οξέα και τα μακριάς ανθρακικής αλυσίδας PUFA μειώνονταν με το βάθος, ενώ το ολεϊκό οξύ αυξάνει την εναπόθεση εστέρων κήρων. Οι HAYUSHI και YAMADA (1976) βρήκαν ότι το PODONEMA LOUGIPES, από βάθος 400m, είχε υψηλότερα επίπεδα εστέρων κήρων. Το ίδιο παρατήρησαν και οι NEVENZEL ET AL (1965, 1966) για πολλά βαθυπελαγικά είδη με ταυτόχρονη αύξηση του ολεϊκού οξέος. Η διαφορά όμως αυτή αποδίδεται στην προσπάθεια του ψαριού να υπερνικήσει την άνωση. Έτσι αφού το ψάρι είναι ικανό να παράγει από μόνο του ολεϊκό οξύ και λιπαρές αλκοόλες που είναι οι πρώτες ύλες για τους εστέρες των κήρων (MEAD και KAYAM, 1967) πιθανολογείται ότι αυτή η διαφορά στη σύνθεση των λιπαρών οξέων του σώματος δεν έχει επίδραση στις απαιτήσεις του ψαριού σε EFA.

4.4 Εποχιακή διακύμανση

Εποχιακές διακυμάνσεις στη σύνθεση των λιπαρών οξέων στα ψάρια έχουν συχνά αναφερθεί. Ήδη από το 1938 ο LOVERN παρατήρησε εποχια-

κές αλλαγές στα συνολικά λίπη και στο ιώδιο στο λάδι της ρέγγας. Το ιώδιο και ο βαθμός αποκορεσμού του λαδιού ήταν στο μικρότερο σημείο τον Απρίλη και στο μεγαλύτερο τον Ιούνιο. Αυτή η μεγάλη άνοδος οφείλεται στην αφθονία τροφής την άνοιξη.

Μελετώντας τα λίπη στα ψάρια είναι σημαντικό να μην αγνοήσουμε την εποχιακή διακύμανση. Ο HAYASH και TAKAGI (1977) παρατήρησαν ότι τα λίπη στη σάρκα και τα σπλάχνα, της σαρδέλλας ποικίλουν από 3.9% στο 10.77% και από 10.9% στο 38.37% αντίστοιχα, και έδωσαν λεπτομερή ανάλυση των λιπών. Κυριαρχικής σημασίας λίπη που έχουν επίδραση και στο μεταβολισμό των EFA είναι το 20:4ω6, 20:5ω3 και 22:6ω3. Υπάρχει σημαντική διακύμανση αυτών των λιπαρών οξέων στα ουδέτερα και πολικά λίπη και στους δύο ιστούς (σάρκα και σπλάχνα). Στη σάρκα το 20:4ω6 βρίσκεται σε υψηλότερα επίπεδα στα ουδέτερα λίπη, ενώ τα 20:5ω3 και 22:6ω3 συνολικά βρίσκονται σε υψηλότερο βαθμό στα πολικά λίπη. Έτσι, παρ'όλη την μεγάλη διακύμανση των λιπαρών οξέων που προκαλούνται από τις αλλαγές στη δίαιτα και την θερμοκρασία κατά την διάρκεια του έτους (εποχιακή διακύμανση) φαίνεται να υπάρχει μια σταθερή προτίμηση στην ομαδοποίηση των PUFA της σειράς ω3 στην ομάδα των φωσφολιπιδίων.

4.5 Επίδραση της αναπαραγωγής στη σύνθεση των λιπαρών οξέων

Ένα από τα καλύτερα στοιχεία για την επαγωγή απαντήσεων για τις απαιτήσεις σε EFA ενός είδους είναι η σύνθεση των λιπαρών οξέων που παίρνεται από τα προϊόντα της αναπαραγωγής ή από τα αυγά.

Η αναπαραγωγή, επίσης, και η ωοτοκία έχουν σημαντική επίδραση στην εποχιακή διακύμανση των λιπών στα ψάρια. Ο ACKMAN (1964) ανακεφαλαίωσε την βιβλιογραφία στην σύνθεση των λιπαρών οξέων στα προϊόντα της αναπαραγωγής, παρουσιάζοντας επίσης στοιχεία και για την σύνθεση των λιπαρών οξέων στην σάρκα και το συκώτι. Όλα αυτά τα επικέντρωσε στο εξής: Η σύνθεση των λιπαρών οξέων στα λίπη των αυγών είναι προφανώς διαφορετική για κάθε είδος και όχι απαραίτητα σε συσχέτιση με την δίαιτα και την εναπόθεση λιπών ενός ενήλικου ατόμου. Τα γεννητικά προϊόντα του μπακαλιάρου περιέχουν αυξημένα επίπεδα του 16:0, 20:4ω6, 20:5ω3 και 22:6ω3 συγκρινόμενα με τα λίπη του συκωτιού του ίδιου θηλυκού ατόμου. Αν και μερικά από τα συνολικά 20:4ω6 υπήρχαν στα γεννητικά προϊόντα, η σχέση ω6/ω3 ήταν μικρό-

τερη για τα γεννητικά προϊόντα συγκρινόμενη με αυτή όλου του ψαριού. Αυτό ίσως να υποδεικνύει και την χαμηλή αξία σαν EFA των ω6 στο μπακαλιάρο.

Οι LASKER και THEILACKER (1962) βρήκαν τα ίδια αυξημένα επίπεδα του 16:0, 20:5ω3 και 22:6ω3 και μείωση του 18:1 στις ωθηκές συγκρινόμενο με το μεσεντερικό λίπος της σαρδέλλας του Ειρηνικού που τρεφόταν με φυσική δίαιτα κωπηπόδων. Τα λιπαρά οξέα του αίματος αυτής της σαρδέλλας ήταν ίδια μ'αυτά των ωθηκών. Μόλις αυτές ταΐστηκαν με τροφή για πέστροφες, ανταποκρίθηκε άμεσα το λίπος του αίματος καθώς και το μεσεντερικό αυξάνοντας το 18:2ω3 και μειώνοντας το 20:5ω3 και το 22:6ω3. Η επίδραση της δίαιτας στα λίπη των ωθηκών ήταν μικρότερη, δίνοντας μόνο μια σχετική αύξηση στο επίπεδο των 20:5ω3 και 22:6ω3.

Ο ACKMAN ET AL (1963) ανέλυσε τα λίπη του CAPELIN και βρήκε διαφορές στη σύνθεση των λιπαρών οξέων ανάμεσα στα αρσενικά και θηλυκά. Τα θηλυκά περιέχουν υψηλότερα επίπεδα του 22:6ω3 και τα αυγά του 20:5ω3.

Ο SHIMMA ET AL (1977) βρήκε ότι η εγκολασιμότητα αυγών του κυπρίνου που ταΐστηκε με πολλές διαφορετικές δίαιτες, ήταν σημαντικά μικρότερη όταν το ποσοστό του 22:6ω3 στα λίπη των αυγών ήταν μικρότερο από 10%. Επίσης παρατήρησε ότι η σύνθεση των λιπαρών οξέων στους μύες, στο πλάσμα και τα ερυθροκύτταρα επηρεάζονταν περισσότερο από τα λίπη της δίαιτας από ότι από τα αυγά. Κι'αυτό γιατί το επίπεδο των λιπών στο αυγό πρέπει να είναι ικανό ώστε να τραφεί η προνύμφη ώσπου να είναι ικανή να πάρει τροφή από μόνη της.

4.6 Επίδραση διατροφής στην σύσταση των λιπαρών οξέων των ψαριών

Τα λίπη της δίαιτας έχουν την μεγαλύτερη σχέση με την περιεκτικότητα σε λίπος του σώματος των ψαριών.

Από τα αποτελέσματα ερευνών φαίνεται ότι η ποσότητα του λίπους που αποτίθενται στους ιστούς, εξαρτάται από τα λίπη της δίαιτας και κατά συνέπεια αλλάζουν και την σύνθεση των λιπαρών οξέων του σώματος. Αντίθετα, δίαιτες ελλειπής σε απαραίτητα λιπαρά οξέα, έδωσαν ψάρια με μικρή ανάπτυξη και παθολογικά προβλήματα καθώς και αλλαγή της σύστασης του σώματος. Υπάρχουν πολλές αναφορές για την επίδραση των λιπαρών της δίαιτας στη λιπιδιακή σύσταση του σώματος των ψαριών.

Οι WESTMAN ET AL (1969) σύγκριναν την ανάπτυξη και τη σύσταση του σώματος σε πέστροφες που ετράφησαν με 9 διαφορετικές εμπορικές δίαιτες. Οι μεγαλύτερες διαφορές σ' αυτή την έρευνα βρέθηκαν στη σύσταση (ποσοτική και ποιοτική) των λιπών του σώματος και αυτό αποδόθηκε τόσο στα λίπη της δίαιτας όσο και στο συνολικό ενεργειακό περιεχόμενο. Οι WOOD ET AL (1975α) έχουν παρατηρήσει ότι η μέση λιπιδιακή αξία στα σολωμοειδή και στις δίαιτές τους είναι ίδια και η έλλειψη απευθείας συσχέτισης των λιπών της δίαιτας με τα λίπη του σώματος οφείλεται στα διαφορετικά διατροφικά επίπεδα στα διάφορα είδη ψαριών. Απευθείας σχέση των λιπών της δίαιτας με τα λίπη του σώματος παρατηρήθηκαν και από τους GARLING και WILSON (1976) στο γατόψαρο (CHANNEL CATFISH), από τον COWEY ET AL (1975) στη γλώσσα και από τους OGINO ET AL (1976) στην ιριδίζουσα πέστροφα. Αυτοί οι τελευταίοι μελετητές έχουν αναφέρει και μια στενή σχέση στους υδρογονάνθρακες της δίαιτας με τα λίπη του σώματος.

Οι PHILLIPS ET AL (1948, 1964, 1965, 1966, 1967, 1969) και POSTON (1969) μελέτησαν τις ενεργειακές πηγές και την χρησιμοποίηση της ενέργειας και των πρωτεϊνών από την πέστροφα. Η ισοθερμιδική αναπλήρωση των λιπών από πρωτεΐνες στη δίαιτα, αύξησε τα λίπη του σώματος, και η απόθεση των λιπών δεν εμποδίστηκε με τον εμπλουτισμό σε νιασίνη, χολίνη, ή μεθειονίνη.

Ο RINGROSE (1971) βρήκε ότι η αύξηση των λιπών στο σώμα της πέστροφας (GROWN TROUT) σταμάτησε στο όριο του 22,5% και δεν αυξήθηκε με μεγαλύτερες ενεργειακά δίαιτες. Παρ' όλα αυτά η πρότασή του για ένα όριο στην απόθεση των λιπών στο σώμα φαίνεται απίθανη.

Ένας μεγάλος αριθμός μελετητών έχουν δείξει ότι η σύνθεση των λιπαρών οξέων στο σώμα των περισσοτέρων, αν όχι όλων, των ψαριών αποτελεί αντανάκλαση των λιπαρών της δίαιτας. Το αντικείμενο αυτό ξαναμελετήθηκε από τον LOVERN (1951) και από τότε πολλές πληροφορίες υποστηρίζουν ακριβώς το ίδιο. Η επίδραση των λιπών της δίαιτας στη σύνθεση των λιπαρών οξέων της σάρκας αποτελεί σημαντικό παράγοντα για την βελτίωση του χρωματισμού της σάρκας, το χρωματισμό των ψαριών, στην προσαρμοστικότητα (κυρίως στη θερμοκρασία) και στις οργανοληπτικές ιδιότητες του προϊόντος.

Τα ψάρια όμως έχουν την ικανότητα να αλλάζουν τη σχέση ω6/ω3 της δίαιτας σε όφελος των ω3 λιπαρών οξέων συνδυάζοντάς τα στα λίπη του σώματος (SINNBUBER, 1969) αλλά η επίδραση των διαιτητικών λιπών στα λιπαρά οξέα του σώματος, διαφέρει ανάμεσα στα τριγλυκερίδια και στα φωσφολιπίδια. Τα φωσφολιπίδια επηρεάζονται ιδιαίτερα από τα λι-

παρά οξέα της δίαιτας περισσότερο απ'όσο τα ουδέτερα λίπη.

Πειράματα διατροφής στην ARTEMIA SALINA εκτελέσθηκαν απο τους P.R. HINCHCLIFFE και J.P. RILEY (1972) χρησιμοποιώντας καλλιέργειες από PHEADACTYLUM TRICORNUTUM, MONOCHRYISIS LUTHERI, PLATYMONAS TETRATHELE και CHLAMYDOMONAS. Η σύσταση των λιπαρών οξέων των λιπών της ARTEMIA και των αντίστοιχων διαιτητικών οργανισμών φαίνονται στον πίνακα 4.2. Οι τιμές που παρουσιάζονται για το φυτοπλακτόν είναι οι μέσες τιμές της σύστασης από το όργανο ελέγχου των καλλιεργειών.

Χαρακτηριστικά λιπαρά οξέα βρέθηκαν με διαφορά περίπου $\pm 2\%$ από το μόνιτορ αλλά στα άλλα ο γενικός τύπος λιπαρού οξέος για κάθε συγκεκριμένο είδος παρέμεινε σταθερός.

Σε πειράματα που έγιναν για διάφορα είδη φυιών παρατηρήθηκαν τα εξής:

PHAEODACTYLUM TRICORNUTUM

Αυτό το είδος επιλέχθει για μελέτη γιατί τα λίπη του περιέχουν μικρές μονάχα αναλογίες από C18 ακόρεστα λιπαρά οξέα ιδιαίτερα σε ολεικό (18:1) και λινολενικό (18:3) τα οποία είναι συχνά σπουδαία συστατικά στα λιπαρά των θαλασσινών ζώων.

Αυτά τα οξέα, μαζί με το στεαρινικό 18:0 παρουσιάζονται ως τα μείζοντα συστατικά στα λίπη της ARTEMIA που ετράφει με PHAEODACTYLUM υποδεικνύοντας έτσι ότι η ARTEMIA μπορεί να το συνθέσει. Τα C16 οξέα των φυιών είναι πιθανόν οι πρόδρομοι αυτών των οξέων, και πραγματικά η έλλειψη σε αυτά τα οξέα στην ARTEMIA που συγκρίθηκαν με την δίαιτά της (PHAEODACTYLUM TRICORNUTUM) δικαιολογεί το αυξημένο περιεχόμενό της σε C12 λιπαρά οξέα. Με εξαίρεση το 20:5 οξύ (5,8,11,14,17), το οποίο είναι μειωμένο από 20% σε 11%, τα πολυενικά οξέα των σειρών C₁₆ και C₂₂ απουσιάζουν από την ARTEMIA αν και υπάρχουν σε υπολογίσιμα ποσά στο PHAEODACTYLUM. Άλλη μια αξιοπρόσεκτη διαφορά μεταξύ των τυπών των λιπαρών οξέων της ARTEMIA και της δίαιτάς της είναι η σχετική έλλειψη σε μυριστικό οξύ 14:0 του πρώτου.

Σε μεταγενέστερα πειράματα παρατηρήθηκε ότι η συγκέντρωση αυτού του οξέος βρισκόταν πάντοτε μεταξύ 1,0 και 3,0% ανεξάρτητα από τις συγκεντρώσεις του στους διαιτητικούς οργανισμούς. Όταν η αρτεμία αναπτύχθηκε αριατά καλά με PHAEODACTYLUM το διαιτητικό πείραμα επαναλήφθηκε με την λήψη ομοίων αποτελεσμάτων.

MONOCHRYISIS LUTHERI

Τα λιπαρά οξέα της MONOCHRYISIS LUTHERI είναι σχετικά ελλειπή σε πολυενικά οξέα των σειρών C16 και C18, εκτός από το 18:4 (6,9,

TABLE 1. COMPONENT FATTY ACIDS OF ARTEMIA AND ITS DIETARY PHYTOPLANKTON (% WEIGHT)

Acid	<i>Phaeodactylum tricornutum</i>		<i>Monochrysis lutheri</i>		<i>Platymonas tetrahele</i>		<i>Chlamydomonas</i> sp.	
	Phyto-plankton	<i>Artemia</i>	Phyto-plankton	<i>Artemia</i>	Phyto-plankton	<i>Artemia</i>	Phyto-plankton	<i>Artemia</i>
12's	0.5	2.3	1.0	1.2	1.2	3.7	—	0.9
13's	—	—	1.4	—	1.0	—	—	2.2
14 br	0.5	0.3	0.3	0.4	—	1.6	0.6	1.8
14:0	7.0	1.3	9.8	3.0	1.4	1.5	0.9	1.5
14:1 (?)	—	—	—	0.6	—	—	—	1.8
15 br	—	—	0.3	1.0	0.4	2.7	0.4	2.0
15:0	0.5	0.9	0.9	0.8	0.3	—	1.2	2.6
15:1 (?)	—	—	—	—	1.1	1.7	—	2.2
16 br	1.1	0.9	0.3	—	1.3	1.3	—	3.4
16:0	9.2	9.8	13.3	12.9	14.8	12.0	15.6	12.0
16:1 (9)	16.1	9.2	14.2	13.4	3.3	5.0	—	4.4
16:2 (6, 9)	3.2	—	2.4	0.2	2.2	1.6	3.8	2.0
16:2 (9, 12)	6.8	—	0.1	0.2	0.9	1.6	3.9	—
16:3 (6, 9, 12)	8.1	3.3	1.3	—	1.8	2.3	3.0	3.0
16:4 (6, 9, 12, 15)	5.4	2.3	0.8	—	14.1	—	14.4	1.0
17 br	—	1.0	1.0	1.4	0.2	0.9	—	2.5
17:0	0.1	4.0	—	—	0.2	0.2	—	1.0
17:1 (?)	—	0.5	1.5	1.0	0.9	0.2	—	1.5
18 br	—	—	0.6	0.3	—	0.2	—	—
18:0	2.4	8.3	0.1	7.5	1.8	6.9	1.9	3.3
18:1 (9)	4.2	21.6	3.0	17.3	8.4	14.7	1.0	14.0
18:2 (9, 12)	1.3	10.0	2.3	0.5	6.9	6.5	10.0	7.7
18:3 (6, 9, 12)	1.2	0.3	1.1	0.8	2.8	—	5.2	2.8
18:3 (9, 12, 15)	2.0	9.0	1.6	4.4	13.3	13.9	34.6	11.9
18:4 (6, 9, 12, 15)	1.4	—	8.5	3.7	—	9.4	—	5.0
19:0	—	—	—	—	—	1.3	—	—
20:1 (11)	0.7	4.6	0.3	—	2.5	—	—	—
20:3 (8, 11, 14)	1.0	—	—	0.7	1.7	—	—	—
20:4 (8, 11, 14, 17)	—	—	—	—	0.6	1.5	—	—
20:5 (5, 8, 11, 14, 17)	20.0	11.0	22.6	17.3	7.9	9.2	—	4.6
22:1 (13)	3.9	—	—	3.9	—	—	—	2.6
22:5 (4, 7, 10, 13, 16)	—	—	1.3	1.1	—	—	—	—
22:6 (4, 7, 10, 13, 16, 19)	4.2	—	10.8	—	—	—	—	—
24:0	—	—	—	—	—	—	—	—

ΜΕΡΙΚΟΜΕΝΟ ΛΙΠΑΡΩΝ ΟΞΕΩΝ ΣΤΗΝ ΑΡΤΕΜΙΑ
ΚΑΙ ΣΤΟ ΦΥΤΟΠΛΑΝΚΤΟΝ ΤΗΣ ΔΙΑΙΤΑΣ ΤΗΣ
(% ΒΑΡΟΥΣ)

ΠΙΝΑΚΑΣ 4.9

12,15)(8,5%). Τα κυρίως ανώτερα πολυενικά οξέα που παρουσιάζονται είναι το 20:5(5,8,11,14,17) και 22:6(4,7,10,13,16,19). Αν και υπάρχουν μερικές ομοιότητες μεταξύ της σύστασης των λιπαρών οξέων του φύκους και της ARTEMIA που ετράφηκε με αυτό, υπάρχουν και πολλές διαφορές. Οι συγκεντρώσεις σε οξέα της σειράς C18 με εξαίρεση το 18:4, είναι μερικές φορές μεγαλύτερες στην ARTEMIA απότι στην δίαιτά της.

Αντιθέτως, το 22:6, το οποίο αποτελεί το 10,8% της M. LUTHERI, είναι απών από την ARTEMIA όπως επίσης και τα C16 POLYETHOΙOL οξέα. Το 20:5 είναι μειωμένο σε ποσό από 22,6% σε 17,3% και το 14:0 από 9,8% σε 3,0%.

PLATYMONAS TETRATHELE

Ο αρκετά καλά ισοροπιομένος τύπος λιπαρών οξέων του PLATYMONAS TETRATHELE φέρει μια σημαντική ομοιότητα με αυτό που η ARTEMIA τρέφεται. Εντούτις υπάρχουν κάποιες αξιοσημείωτες διαφορές.

Το HEXADECATETRAENOIC οξύ το οποίο συγκροτεί το 14,1% του λίπους των φυκών απουσιάζει εξ'ολοκλήρου από την ARTEMIA. Το στεαριικό και ολεϊκό οξύ βρίσκονται σε πολύ μεγάλα ποσά στα ζώα απότι στην τροφή τους. Είναι ενδιαφέρον να σημειώσουμε ότι κανένας από τους δύο οργανισμούς δεν περιέχει κάποιο οξύ της σειράς C22 παρά την παρουσία σε μεγάλα ποσά των πιθανών προδόμων και των δύο τους.

CHLAMYDOMONAS

Ο τύπος των ακόρεστων οξέων της CHLAMYDOMONAS χαρακτηρίζεται από την παρουσία μεγάλων ποσών από OCTADECATRIENOIC (κυρίως το 9, 12,15 ισομερεί), HEXADECATETRAENOIC και LINOLEIC οξέα. Ωστόσο το OCTADECATRIENOIC οξύ και τα οξέα των σειρών C20 και C22 είναι απόντα, ενώ υπάρχει κάποια συμφωνία μεταξύ του ποσού πολλών από τα λιπαρά οξέα που είναι παρόντα στην ARTEMIA και αυτών που υπάρχουν στην δίαιτά της. Όπως παρατηρήθηκε με το P. TETRATHELE, δεν περιέχουν ποσότητες ανιχνεύσιμες σε 16:4, αν και το οξύ αυτό παρουσιάζεται ως το σημαντικότερο (α 13%) της CHLAMYDOMONAS. Όπως αυτές που ετράφηκαν με άλλα φύκη ελλειπή σε OLEIC οξύ, η ARTEMIA περιέχει αυτό το οξύ ως ένα από τα κυριότερά της (14,0%). Αντίθετα, το ασυνήθιστο ισομερές ωM του ολεϊκού οξέος το οποίο βρισκόταν στο επίπεδο 4,1% στα CHLAMYDOMONA δεν υπήρχε στην ARTEMIA.

Οι κυριώτεροι παράγοντες στην διαλογή της CHLAMYDOMONA 430 ως τροφή για την ARTEMIA ήταν η ολική έλλειψη των C20 και C22 οξέων και η ασυνήθιστη υψηλή περιεκτικότητά της σε 18:3 (9,11,15) (α 35% Η ARTEMIA που αναπτύχθηκε με αυτή την δίαιτα περιέχει μόλις περίπου

το 1/3 του ποσού του 18:3 (9,12,15), αλλά αυτό είναι πολύ περισσότερο αυτών που μεγάλωσαν με δίαιτες ελλειπής σε πολυενικά C12 οξέα. Η ουσιαστική απουσία σε POLEYTHENOIOL οξύ των σειρών C20 και C22 από τους οργανισμούς είναι κάπως εκπληκτική λαμβάνοντας υπόψη την παρουσία μεγάλων ποσών σε ακόρεστα C18 οξέα στην δίαιτά τους και κυρίως σε 18:3 (9,12,15)-οι ενδεχόμενοι πρόδρομοί τους. Η περιορισμένη ικανότητα της ARTEMIA να συνδέσει αυτά τα υψηλά οξέα έχει σημειωθεί από τους JEZYK και PENICNAK (1966). Οι ερευνητές αυτοί τάνισαν την ARTEMIA έχοντας τον τύπο των λιπαρών οξέων όμοιο με εκείνο της CHLAMYDOMONAS και περιέχοντας 43% από 18:3 (η θέση διπλού δεσμού απροσδιόριστη). Παρατήρησαν ότι τα ουδέτερα λίπη περιείχαν μερικά ποσοστά σε 20,5 και 20,4 οξέων και πρακτικά κανένα άλλο οξύ των σειρών C20 και C22.

Τα γενικότερα αποτελέσματα του πειράματος έδειξαν ότι τα επίπεδα των διαφόρων κορεσμένων οξέων στην ARTEMIA ήταν σχετικά σταθερά ασχέτως των οργανισμών που χρησιμοποιήθηκαν ως φαγητό. Οι αναλογίες σε παλμιτικό οξύ (8-13%) μοιάζουν πολύ με αυτές των φυκών (9-15%). Εντούτοις, οι αναλογίες του μυριστικού οξέως πάντοτε παρέμεναν μεταξύ 1,3 και 3,0 ακόμα και όταν το ίδιο 10% υπήρχε στην δίαιτα. Αντίθετα το στεαρινικό οξύ ήταν πολλές φορές περισσότερο άφθονο στα λίπη της ARTEMIA από ότι στα λίπη του φυτοπλακτού με το οποίο ετράφει.

Η κατανομή των τύπων των ακόρεστων λιπαρών οξέων δείχνουν μερικά ενδιαφέροντα γνωρίσματα. Από κοινού με τα διαιτητικά της φύκη η ARTEMIA έχει εξίσου την μεγαλύτερη αφθονία σε πολυενικά ακόρεστα οξέα εκείνων του τύπου του λινολενικού οξέως στα οποία τα ακραία τμήματα είναι $-CH=CH-CH_2-CH_3$. Το ολεϊκό οξύ, το σημαντικότερο λιπαρό οξύ στην ARTEMIA παρουσιάζεται μόνο σε μικρά ποσά στα λίπη της δίαιτάς της (αν 4%) και αυτό δείχνει ότι ο οργανισμός συνθέτει τις προμήθειες αυτού του οξέως που χρειάζεται. Η αναλογία του 18:3 (9,12,15) με το 18:4 στην ARTEMIA είναι αρκετά ευμετάβλητη και δεν δείχνει καμιά σχέση με αυτές των διαιτητικών οργανισμών. Αντίθετα έχοντας κατά νου ότι το 18:2 οξύ στο φυτοπλακτόν που μελετήθηκε διέφερε κατά δέκα φορές, η διακύμανση της συγκέντρωσής του στην ARTEMIA είναι εκπληκτικά σταθερή.

Τα περισσότερα από τα φύκη τα οποία χρησιμοποιήθηκαν ως τροφή περιέχουν επαρκή ποσά σε 16:1 και 20:5 για να εξηγήσουν έτσι αυτή την παρουσία στην ARTEMIA. Υπάρχει ωστόσο απόδειξη ότι όταν τα οξέα αυτά λείπουν από την δίαιτά ή παρουσιάζονται σε μικρά ποσά, οι ορ-

γανισμοί μπορούν να συνθέσουν τις μικρές ποσότητες από αυτά τα οποία χρειάζονται. Η ARTEMIA φαίνεται να έχει μια πολύ περιορισμένη ανάγκη για ορισμένα οξέα, όπως 16:3, 16:4 και 18:3, και αν η τροφή τους περιέχει περισσότερο από αυτά τα οξέα από ότι χρειάζονται, απορρίπτουν την περίσσεια. Άλλα οξέα που παρουσιάζονται στην δίαιτα (π.χ. 22:6, 16:2, 20:3) μπορεί να απουσιάζουν από τα λίπη της ARTEMIA.

Αυτό είναι ιδιαίτερης σημασίας για το 22:6 που παρουσιάζεται στο σημείο του 4% ή και περισσότερο σε πολλά είδη του φυτοπλακτού. Ο γενικός τύπος των λιπαρών οξέων της ARTEMIA έτσι, δείχνει κάποια ομοιότητα με αυτού της πηγής της τροφής της. Ωστόσο, υπάρχουν πολλά σημεία διαφοράς, και αυτό δείχνει ότι η ανάγκη του μεταβολισμού των ζώων είναι πιθανότατα ιδίας σημασίας στον καθορισμό της σύνθεσης των λιπών. Τα λιπαρά οξέα των φυκών αφομοιώνονται επιλεκτικά, και όταν είναι αναγκαίο μετατρέπονται, από μια καλά απόδεδειγμένη διαδικασία (όπως η επιμήκυνση μιας αλυσίδας και εισαγωγή διπλού δεσμού), σε οξέα τα οποία χρειάζονταν.

Πρέπει να δοθεί έμφαση για διάφορους λόγους στην δυσκολία να παρεκτείνουμε αυτά τα αποτελέσματα για να εξηγήσουμε τι θα συμβεί σε ένα φυσικό οικοσύστημα. Έτσι η ARTEMIA δύσκολα μπορεί να θεωρηθεί ένα τυπικό ζωοπλακτόν: Επιλέχθηκε γιατί είναι εύκολο να ανατραφεί εφόσον είναι εκ φύσεως μη απαιτητικό. Τα είδη του φυτοπλακτού που χρησιμοποιήθηκαν στα πειράματα επιλέχθηκαν ειδικά εξαιτίας της έλλειψής του σε συγκεκριμένες ομάδες λιπαρών οξέων, για να εκτιμήσουμε την ικανότητα της ARTEMIA να συνθέσει τα οξέα που της λείπουν. Αντίθετα, το ζωοπλακτόν στην θάλασσα ζει αρκετά συχνά κατ'επιλογήν μέσα σε μικτά πλήθη από φύκη. Οι δίαιτά τους συνεπώς θα περιέχει μια πολύ περισσότερο ομοιόμορφη τάξη σε λιπαρά οξέα από ότι αυτών που θα παρουσιάζονται στην δίαιτα των πειραματόζων. Αυτό θα επιφέρει στην σύνθεση των λιπών του ζωοπλακτού μια αρκετά στενή ομοιότητα με αυτών της δίαιτάς τους, όπως έχει παρατηρηθεί σε φυσικούς πληθυσμούς. Σε άλλο πείραμα η μεγαλύτερη ομοιότητα μεταξύ της ARTEMIA και της τροφής της βρέθηκε όταν αυτή ετράφη με P. TETRA- THELE, το φύκος που έχει την πιο ομοιόμορφη κατανομή λιπαρών οξέων.

Οι αναλογίες των πολυακόρεστων λιπαρών οξέων στα λίπη του εκκολαπτόμενου-εκτρεφόμενου καλιανίου (PLEURONECTEN PLATESSA) που συντηρήθηκε με δίαιτα που περιείχε αραβοσιτέλαιο και ξηρά ψυγμένο μύμπαλιαρού, ανταναιλά ακριβώς τις αναλογίες των πολυακόρεστων λιπαρών οξέων της δίαιτας. Τα συγκεκριμένα καλιάνια έχουν κατά πολύ

μεγαλύτερα επίπεδα τριγλυκεριδίων και στα συκώτια του και στους εξωηπατικούς ιστούς, από ότι τα άγρια συγκρίσιμου μεγέθους· παρ'όλα αυτά το συνολικό ποσό του 22:6ω3 στα τριγλυκερίδια και των δύο ομάδων είναι όμοιο. Η προσθήκη των 12:0 και 14:0 αιθυλεστέρων (4% από το καθένα) στην απαλλαγμένη από λίπη δίαιτα προκάλεσε κάποια συσσώρευση τριγλυκεριδίων στους εξωηπατικούς ιστούς. Περαιτέρω προσθήκη των οξέων 18:2ω6 και 18:3ω3 (και τα δύο στα επίπεδα 0,4%) στην δίαιτα, προκάλεσαν την συσσώρευση τριγλυκεριδίων στο ήπαρ. Αυτά τα τριγλυκερίδια είχαν αυξημένα επίπεδα κορεσμένων και μονοακόρεστων λιπαρών οξέων έως το C18, αλλά τα επίπεδα των υψηλών πολυακόρεστων λιπαρών οξέων δεν αυξήθηκαν. Υπήρξε σχετικά μια αλλαγή στα λιπαρά οξέα των φωσφολιπιδίων καθ'όλη την διάρκεια της πειραματικής διαιτητικής αγωγής. Τα επίπεδα των φωσφολιπιδίων ήταν σταθερά και πολύ όμοια με αυτά των άγριων φαριών. Τα αποτελέσματα έδειξαν: (1) Το καλιάνι που τρέφεται με δίαιτα σχετικά χαμηλή σε 22:6ω3 οξύ μπορεί να συσσωρεύσει σχετικώς μεγάλα ποσά τριγλυκεριδίων για να αποθηκεύσει επαρκείς ποσότητες σε 22:6ω3 οξύ (2) Τα καλιάνια είναι ικανά να συνθέσουν κορεσμένα και μονοακόρεστα λιπαρά οξέα έως το C18 κατά την παρουσία διαιτητικών 12:0 και 14:0 οξέων (3) Τα 18:2ω6 και 18:3ω3 στην δίαιτα δεν υφίστανται επιμήκυνση της αλυσίδας και περαιτέρω αποκορεσμό στο καλιάνι (PLAICE) με την διαιτητική αγωγή που χρησιμοποιήθηκε.

5. ΥΔΑΤΙΝΑ ΔΙΑΤΡΟΦΙΚΑ ΠΛΕΓΜΑΤΑ

Η υδατοκαλλιέργεια και η διατροφή των ψαριών έχει σχέση με μια ποικιλία ειδών που ζουν σε ένα φάσμα αλατοτήτων από το γλυκό νερό μέχρι θαλασσινά ύδατα υψηλής αλατότητας και σε θερμοκρασίες από 0°C σε μεγαλύτερες από 30°C. Τα είδη που εκτρέφονται περιλαμβάνουν σαρκοφάγα, παμφάγα, και φυτοφάγα. Δεν αντιλαμβανόμαστε όλες τις όψεις της βιολογίας όλων των ειδών που εμπλέκονται, και ιδιαίτερα το διατροφικό περιεχόμενο και την βιοχημική σύνθεση της φυσικής τους τροφής. Ωστόσο, υπάρχουν κοινά χαρακτηριστικά σε ολόκληρα τα πεδία του υδάτινου περιβάλλοντος τα οποία διευκρινίζουν την σπουδαιότητα των λιπών, και ιδιαίτερα τα ω3 PUFA (ω3 πολυακόρεστων λιπαρών οξέων) στην διατροφή των ψαριών.

5.1 θαλάσσια διατροφικά πλέγματα

Οι μείζονες πρωταρχικοί παράγωγοι στα θαλάσσια οικοσυστήματα είναι κυρίως τα μονοκύτταρα φύκη του φυτοπλαγκτού. Τα ενεργώς αναπτυσσόμενα φύκη περιέχουν περίπου στο 20% του ξηρού τους βάρους λίπη, τα οποία είναι κυρίως γλυκολιπίδια που παρουσιάζονται σε θυλακώδεις (φωτοσυνθετικές) βιομεμβράνες. Τα πιο σημαντικά γλυκολιπίδια που παρουσιάζονται είναι MONOGALACTOSYLDIACYGLYCEROLS, DIGALACTOSYLDIACYGLYCEROLS, SULFOGUINOVOSYLDIACYGLYCEROLS, τα φωσφολιπίδια είναι σχετικά δευτερεύοντα συστατικά. Τα λιπαρά οξέα του ολικού λίπους από το αναπτυσσόμενο έως το διαιρούμενο φυτοπλαγκτόν, περιέχουν έως 50% του βάρους τους σαν ω3 PUFA.

Μελέτες σε καλλιέργειες διαφόρων ειδών θαλάσσιων φυκών που αναπτύχθηκαν σε εργαστήριο έχουν αποδείξει ότι τα ολικά λίπη που απομονώθηκαν από διάφορες κατηγορίες έχουν περισσότερο ή λιγότερο χαρακτηριστικές συνθέσεις λιπαρών οξέων.

Τα διάτομα (BACILLARIOPHYCEAE) είναι πλούσια σε 20:5ω3 και σε λιγότερο βαθμό σε C16 PUFA, ενώ τα δινομαστιγωτά (DINOFLLAGELLATES) τείνουν στο να παρουσιάζουν αφθονία σε 22:6ω3. Τα πράσινα φύκη (CHLOROPHYCEAE), CRYPTOPHACEAE και HAPTOPHYCEAE (τα οποία περιλαμβάνουν το PHAEOCYSTIS POUDETTI) είναι πλούσια σε C18 PUFA. Τυπικές αναλύσεις των ολικών λιπών από τα πρώτα έως τα μεσαία στάδια της άνθισης φυτοπλαγκτονικών οργανισμών (κυρίως διάτομα και PHAEOCYSTIS POUCHETTI) σε ένα βόρειο φιόρντ της Νορβηγίας αποκαλύπτουν τα πεδία των PUFA που έχουν μήκος αλυσίδας από 16 έως 22 άτομα άνθρακα (πίνακας 5.1).

**ΑΝΑΛΥΣΗ ΛΙΠΑΡΩΝ ΟΞΕΩΝ ΣΤΑ ΛΙΠΗ ΤΟΥ ΘΑΛΑΣΣΙΟΥ
ΦΥΤΟΠΛΑΓΚΤΟΥ ΚΑΙ ΖΩΟΠΛΑΓΚΤΟΥ**

	CALANUS FINMARCHICUS		THYSANOESSA MERMIS		TAG	MEGANICTIPHANES NORVEGICA		EUPHAUSIA SUPERBA	
	TL	WE		WE		TAG	TAG	TAG	
		ALC	ACI	ALC					ACI
14:0	13,4	6,4	18,4	28,8	1,6	8,5	8,0	11,8	
16:0	16,1	17,8	7,2	52,0	5,6	33,7	19,2	15,3	
16:1 n-7	13,2	2,5	2,5	5,8	6,1	15,3	4,5	9,4	
16 n-3 PUFA	10,6	-	1,0	-	-	1,5	2,1	5,4	
18:0	2,1	1,1	0,5	-	1,5	2,8	1,3	2,2	
18:1	6,3	5,3	4,5	-	76,3	19,0	21,6	18,0	
18:2 n-6	2,6	4,7	2,2	-	2,4	2,0	1,2	1,8	
18:3 n-3	1,3	2,3	1,4	-	-	0,8	0,8	0,6	
18:4 n-3	6,7	-	22,5	-	0,8	7,3	1,8	2,7	
18:5 n-3	5,2	-	-	-	-	-	-	-	
20:1 n-9	0,7	40,5	8,9	-	-	0,9	11,7	2,1	
20:5 n-3	12,6	-	6,4	-	4,7	4,8	6,6	11,3	
22:1 n-11	-	18,9	12,6	-	-	-	6,3	-	
22:6 n-3	3,8	3	-	-	-	-	6,4	3,4	
Phytol	-	-	-	10,3	-	-	-	-	
Saturated	31,6	25,3	26,1	80,8	8,7	45,0	28,5	29,3	
Monounsaturated	20,2	67,2	28,5	5,8	82,4	34,3	44,1	29,5	
n-3 PUFA	40,2	5,3	31,3	-	5,5	14,4	17,7	23,4	

TL: Πολικά λίπη

WE: Εστέρες κηρίων

ALC: Λιπαρές αλκοόλες

ACID: Λιπαρά οξέα

Οι τιμές εκφράζονται σε επί % κατά βάρος

ΠΙΝΑΚΑΣ 5.1

Οι μεγαλύτεροι φυτοπλαγκτονικοί καταναλωτές στα θαλάσσια τροφικά πλέγματα είναι οι ζωοπλαγκτονικοί οργανισμοί καρκινοειδή, οι οποίοι σε πολλές από τις πιο παραγωγικές περιοχές, περιλαμβάνοντας περιοχές σε υψηλά γεωγραφικά πλάτη, είναι κωπήποδα και ευφασσεώδη.

Όπως σ'όλους τους οργανισμούς οι ασπόνδυλοι ζωοπλαγκτονικοί οργανισμοί περιέχουν και τα πολικά λίπη, τα φωσφολιπίδια εμφανίζονται περισσότερο στις βιομεμβράνες, και τα ουδέτερα λίπη τα οποία είναι κατά βάση αποθέματα μεταβολικής ενέργειας. Τα ουδέτερα λίπη στο ζωοπλαγκτόν μπορούν να υπάρχουν σε μεγαλύτερα ποσά από ότι τα πολικά λίπη και μπορούν να εξηγήσουν το μισό ή και περισσότερο ξηρό βάρος του σώματος του οργανισμού. Τα καλανοειδή κωπήποδα, ιδιαίτερα στα υψηλά γεωγραφικά πλάτη, επεξεργάζονται μεγάλες ποσότητες εστέρων κήρων (κυρίως εστέρες από λιπαρές αλκοόλες και λιπαρά οξέα μεγάλης αλυσίδας) των οποίων οι λιπαρές αλκοόλες είναι πλούσιες σε $\omega 3$ PUFA όπως επίσης και σε 14:0 (SERGENT και HENDERSON 1986).

Οι λιπαρές αλκοόλες που υπάρχουν στους εστέρες κήρων των κωπηπόδων βιοσυνθέτονται κυρίως εκ νέου από τους οργανισμούς, και τέτοια βιοσύνθεση διευκολύνεται από μια μεγάλη διαιτητική εισαγωγή υψηλά ρευστών $\omega 3$ PUFA φυτοπλαγκτονικής προελεύσεως (SARGENT και HENDERSON 1986) Το κατά το πλήστον φυτοφάγο THYSANOESSA INERMIS, ένα υπερέχων ευφασσιώδες (KRILL) σε βόρεια υψηλά γεωγραφικά πλάτη, συσσωρεύει και τους εστέρες κήρων και τα περισσότερο συνηθισμένα αποθέματα λίπους, τα τριγλυκερίδια. Το ευφασσιώδες MEGANYCTIPHANES NORREGICA, το οποίο είναι σαρκοφάγο του βορείου ημισφαιρίου που καταναλώνει μεγάλα ποσά σε καλανοειδή κωπήποδα, συσσωρεύει τριγλυκερίδια όπως κάνει και το γνωστό KRILL, EUPHAUSIA SUPERBA, το οποίο είναι κυρίως φυτοφάγο. Ο πίνακας παρουσιάζει περιληπτικά την σύνθεση των λιπαρών οξέων και αλκοόλων των λιπών των ευφασσεωδών (πίνακας 5.1).

Οι προηγούμενες αναφορές ιδιαίτερα στα ώριμα στάδια του ζωοπλαγκτού π.χ τα τελευταία στάδια των κωπηπόδων των καλανοειδών, και τα πρώτα στάδια των ναυπλίων, έχουν χαμηλά επίπεδα ολικών λιπών αποτελούμενα κατά το πλήστον από φωσφολιπίδια πλούσια σε $\omega 3$ PUFA. Το ζωοπλαγκτόν προοδευτικά συσσωρεύει ουδέτερα λίπη, καθώς ωριμάζουν από τα πρώτα στάδια ανάπτυξης στην αρχή της Άνοιξης, σε προενήλικα και ενήλικα στάδια πλούσια σε έλαια τα οποία είναι άφθονα το καλοκαίρι, το φθινόπωρο και τον περισσότερο χειμώνα.

Όπως τα $\omega 3$ PUFA του φυτοπλαγκτού διατηρούνται στα λίπη του ζωο-

οπλαγκτού, έτσι διατηρούνται και στις αποθήκες των ουδέτερων λιπών σχεδόν πάντα σαν τριγλυκερίδια, στους ζωοπλαγκτονικούς οργανισμούς

Αυτά περιλαμβάνουν τα CAPELIN, SANDEELS, SPARTS, HERRING, MACKEREL, και αυτά τα σαλμονοειδή που περνούν κάποια φάση της ζωής τους στη θάλασσα. Μια αντιπροσωπευτική ανάλυση των λιπαρών οξέων που υπάρχουν στα έλαια τέτοιων πελαγικών ψαριών φαίνονται στον πίνακα 5.2.

Τα ενήλικα και τα ανήλικα αυτών των ψαριών καταναλώνουν γενικά τα πλούσια σε εστέρες κήρων ώριμα στα στάδια των καλανοειδών κωπηπόδων το καλοκαίρι και το φθινόπωρο και παράγουν την επαρκειά τους σε 20:1 ω9 και 22:1 ω11 λιπαρά οξέα από τις αντίστοιχες λιπαρές αλκοόλες των εστέρων κήρων των κωπηπόδων. Τα ζωοπλαγκτονοφάγα ψάρια με την σειρά τους είναι σημαντική λεία διαφόρων ψαριών που αποτελούν τα μεγάλα αλιεύματα, και ιδιαίτερα τα γαδοσιδών όπως COD, HADDOCK και POLLACK, των οποίων τα λιπαρά ηπατικά αποθέματα είναι πλούσια σε ω3 PUFA και σε ένα μικρότερο βαθμό σε 20:1ω9 και 22:1ω11 λιπαρά οξέα (πίνακας 5.2).

Και ενώ τα προηγούμενα αφορούν μεγάλα θαλασσινά αλιεύματα, ιδιαίτερα σε υψηλά γεωγραφικά πλάτη στο Βόρειο Ημισφαίριο, υπάρχουν άλλα εμπορικά σημαντικά ψάρια όπως MENHADEN, RICHARDS, SARDINES και ANCHOVES των οποίων οι φυσικές δίαιτες περιέχουν μια μικρότερη αναλογία σε καλανοειδή κωπήποδα πλούσια σε εστέρες κήρων. Αυτά τα ψάρια καταναλώνουν μεγάλα ποσά σε φυτοπλαγκτόν, μαζί με μικροζωοπλαγκτόν σχετικά επαρκές σε ουδέτερα λίπη, με άλλα λόγια η φυσική τους δίαιτα αποτελείται κυρίως από πολικά λίπη πλούσια σε ω3 PUFA. Επομένως, τα έλαια του σώματος αυτών των ψαριών είναι (1) σχετικά επαρκή σε 20:1 και 22:1 λιπαρά οξέα και (2) σχετικά πλούσια σε ω3 PUFA από ότι τα έλαια των ψαριών που καταναλώνουν κωπήποδα πλούσια σε κερινούς εστέρες (πίνακας 5.2).

Μια κάπως όμοια κατάσταση υπάρχει και στα βενθικά είδη όπως τα θαλάσσια FLATFISH περιλαμβάνοντας το καλιάνι και την γλώσσα. Αυτά τα ψάρια καταναλώνουν σημαντικά ποσά βενθικών παμφάγων τα οποία δεν είναι πλούσια σε σωματικά έλαια. Όμως αυτές οι σχετικά μικρές ποσότητες σε λίπη στους βενθικούς παμφάγους οργανισμούς, κατά το πλείστον φωσφολιπίδια, είναι ξανά αφθονά σε μεγάλης αλυσίδας ω3 PUFA προερχόμενα από το πλούσιο σε ω3 PUFA φυτοπλαγκτόν που αποικίζει στο βένθος.

Τα θαλάσσια FLATFISH περιέχουν γενικά μικρότερες ποσότητες αποθηκευμένου λίπους από ότι τα κυρίως πελαγικά ψάρια όπως θεωρείται

ως τώρα, και είναι σχετικά ελλειπείς σε 20:1ω9 και 22:1ω11 λιπαρά οξέα (ACKMAN & KE 1968, OWEN ET ALL 1972). Από τα προηγούμενα προκύπτουν κάποια γενικότερα σημεία. Πρώτα, η φυτοπλαγνιτονική δίαιτα του ζωοπλαγνιτού περιέχει περίπου 20% του ξηρού της βάρους σαν πολιακή λίπη, εώς το 50% των οποίων μπορεί να είναι ω3 PUFA, δηλαδή η εισαγωγή των ω3 PUFA στο ζωοπλαγνιτόν είναι περίπου το 10% του ξηρού βάρους της δίαιτάς του.

Δεύτερόν, τα ανήλικα και ενήλικα ζωοπλαγνιτοφάγα ψάρια καταναλώνουν μια δίαιτα που περιέχει εώς 30-60% του ξηρού της βάρους ουδέτερα λίπη, εκ των οποίων το 25% περίπου μπορεί να είναι ω3 PUFA, δηλαδή τα ψάρια καταναλώνουν μια δίαιτα που το 10% του ξηρού της βάρους αποτελείται από ω3 PUFA. Τρίτον, τα C16 και C18 ω3 PUFA τα οποία αντιπροσωπεύονται πολύ καλά από το φυτοπλαγνιτόν δεν είναι ιδιαίτέρως υπερέχοντα ούτε στο ζωοπλαγνιτόν ούτε στα ψάρια, όπου τα μεγαλύτερα ω3 PUFA είναι 20:5ω3 και 22:6ω3. Τέταρτον, τα λίπη του ζωοπλαγνιτού περιέχουν τουλάχιστον τόσα 20:5ω3 όσα και 22:6ω3, ενώ γενικά τα λίπη των ψαριών περιέχουν περισσότερα 22:6ω3 απότι 20:5ω3.

5.2 Τροφικά πλέγματα γλυκών νερών

Ένας πλούτος από πληροφορίες υπάρχουν για την σύνθεση σε λιπαρά οξέα των φυκών των γλυκών νερών (ERWIN 1973 WOOD 1974 ROHL και TURHEIDE 1979). Ενώ τα ω3 PUFA αντιπροσωπεύονται πολύ καλά στα λίπη των μονοιούτταρων φυκών των γλυκών νερών, το 18:3ω3 είναι γενικά πιο άφθονο απότι τα 20:5ω3, 22:6ω3 που είναι σπάνια πολύ. Επιπρόσθετως το 18:2ω6 είναι συχνά το μοναδικό άφθονο PUFA. Η πλειονότητα των κυανοφυκών των γλυκών νερών (γαλάζια-πράσινα φύκη) έχουν σαν το πιο άφθονο PUFA το 18:2ω6, το 18:3 πιο συχνά το ω3 ισομερές του αλλά σποραδικά το ω6 ισομερές, μπορεί επίσης να αφθονεί σε αντίθεση με τα PUFA μήκους αλυσίδας μεγαλύτερη από C18 που δεν υπάρχουν σε μεγάλη ποσά.

Τα χερσαία φυτά αποτελούν μια σημαντική εισαγωγή στα οικοσυστήματα των γλυκών νερών. Τα λίπη των πράσινων φύλλων από τα ανώτερα φυτά είναι γενικά πλούσια σε 18:3ω3 ενώ τα έλαια των καρπών (περιλαμβανομένων των άφθονων εμπορικά διαθέσιμων ελαίων όπως καλαμπόκι, σόγια και ηλιέλαιο) περιέχουν 18:2ω6 σαν το πρωτεύον PUFA.

Τα έντομα αποτελούν μια μεγάλη ομάδα ασπόνδυλων των γλυκών νε-

ρών και μπορούν να σχηματίσουν ένα μεγάλο μέρος της δίαιτας πολλών ψαριών, κυρίως σαλμονοειδών. Μια πρόσφατη λεπτομερής έρευνα 58 ειδών υδροβίων εντόμων από τον HANSON ET AL (1985) απέδειξε ότι η πλειονότητα των ειδών είχαν ολιγά επίπεδα λιπών ίσα με το 10-20% του ξηρού βάρους του οργανισμού: τα 18:2ω6 και το 18:3ω3 αντιπροσωπεύονταν πολύ και τα 20:4ω6 και 20:5ω3 βρέθηκαν σε όλα τα άτομα στα επίπεδα του 7 και 25% αντιστοίχως. Αυτή η κατάσταση έρχεται σε αντίθεση με τα χερσαία έντομα, στα οποία το 18:2ω6 και 18:3ω3 είναι υπερέχοντα (TINOCO 1982) όπου το 20:4ω6 και 20:5ω3 λαμβάνουν χώρα μόνο σε χαμηλά επίπεδα (DODD, 1983).

Οι υδρόβιες προνύμφες των εντόμων έχουν υψηλότερες συγκεντρώσεις σε 20:4ω6 και 20:5ω3 και χαμηλότερα επίπεδα σε 18:3ω3 από τα ενήλικα άτομα, τα οποία συχνά αφήνουν το υδάτινο οικοσύστημα (HANSON ET AL 1985). Αν και σχετικά λίγα από τα άλλα γένη ασπόνδυλων γλυκών νερών έχουν αναλυθεί λεπτομερώς, δεν υπάρχει λόγος να πιστεύουμε ότι αυτή η κατάσταση που περιγράφηκε για τα υδρόβια έντομα δεν ισχύει για τα ασπόνδυλα των γλυκών νερών γενικότερα. Μια ενδιαφέρουσα μελέτη που έγινε από τους POLLERO και BRENNER για το Νότιο αμερικάνικο μαλάκιο DIPLODON PATAGONICUS επιβεβαιώνει την υπόθεση αυτή. Σε μια λίμνη προερχόμενη από το λιώσιμο χιονιού και πτώση σε θρεπτικά συστατικά, τα λιπαρά οξέα των λιπών των οργανισμών έχουν 20:4ω6 ως το μείζων PUFA, αν και ουσιώδη ποσά σε 20:5ω3 είναι επίσης παρόντα. Όταν μεταφέρθηκαν σε ειβολές ποταμού χαμηλής αλατότητας, περιβάλλον πλούσιο σε θρεπτικά συστατικά και πλαγκτόν, το επίπεδο του 20:4ω6 μειώθηκε ενώ τα επίπεδα των 22:6ω3 και ιδιαίτερα του 20:5ω3 αυξήθηκαν. Ιζήματα από την λίμνη γλυκού νερού είναι πλούσια σε 18:2ω6 ενώ τα ιζήματα των ειβολών είναι πλούσια σε 18:3ω3.

Τα λιπαρά οξέα των ψαριών των γλυκών υδάτων είναι γνωστό ότι διαφέρουν σημαντικά από αυτά των θαλάσσιων ψαριών. Ενώ το 20:5ω3 και ιδιαίτερα το 22:6ω3 είναι άφθονα λιπαρά οξέα και στις δύο περιπτώσεις, τα έλαια των ψαριών των γλυκών νερών περιέχουν υψηλότερες αναλογίες σε διενικά και τριενικά οξέα, ιδιαίτερα 18:2ω6 και 18:3ω3 και τετραενικά οξέα, ιδιαίτερα, 20:4ω6 απότι αυτά των θαλάσσιου νερού. Αντιστρόφως οι συγκεντρώσεις των 20:5ω3 και 22:6ω3 παρουσιάζονται κάπως μειωμένες στα ψάρια των γλυκών σε σύγκριση με τα ψάρια των θαλάσσιων υδάτων (ACKMAN 1967, COWEY και SARGENT 1972) Αυτές οι διαφορές ωστόσο δεν θα έπρεπε να σκιαάζουν το αγνοημένο γε-

γονός ότι τα λίπη τόσο των ψαριών των γλυκών νερών, όσο και αυτών των θαλασσινών είναι πλούσια σε $\omega 3$ PUFA, και κυρίως σε 20:5 $\omega 3$ και 22:6 $\omega 3$.

Μερικά άλλα σημεία γενικότερης αναφοράς στην υδατοκαλλιέργεια και διατροφή των ψαριών που προκύπτουν από τα προηγούμενα είναι τα εξής:

(1) Δεν υπάρχει αντιστοιχία στα υδάτινα τροφικά πλέγματα με τα φυτοφάγα μυρικαστικά τα οποία κατά τη διάρκεια της πέψης της κυτταρίνης αποβάλλουν κατά πολύ τα $\omega 3$ PUFA που παρουσιάζονται στα πράσινα φύλλα των χερσαίων φυτών με αναερόβιες αντιδράσεις βιοϋδρογόνωσης.

(2) Δεν υπάρχει αντιστοιχία στα υδάτινα τροφικά πλέγματα με την αφθονία σε έλαια των καρπών των χερσαίων φυτών τα οποία είναι πλούσια σε $\omega 6$ PUFA .

(3) Στα υδάτινα οικοσυστήματα τα $\omega 3$ PUFA υπερέχουν ει των λιπών και προέρχονται από τους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς στην βάση των τροφικών πλεγμάτων και διατηρούνται σαφώς, αν και με ουσιώδεις τροποποιήσεις, στα υψηλότερα τροφικά επίπεδα.

Η πλειοψηφία των ειδών των ψαριών που καλλιεργούνται στις μέρες μας έχουν ακριβείς διαιτητικές ανάγκες σε $\omega 3$ PUFA. Τέτοιου είδους θρεπτικές ανάγκες απαιτούν μια πηγή διαιτητικού ελαίου πλούσιου σε $\omega 3$ PUFA, και από την στιγμή που οι περισσότεροι καρποί των χερσαίων φυτών είναι άφθονοι κυρίως σε $\omega 6$ PUFA, η μόνη πρακτική πηγή τέτοιων λιπών είναι οι υδάτινοι οργανισμοί, και ιδίως τα έλαια που προέρχονται από τα βιομηχανικά αλιεύματα. Έτσι, οι εμπορικές δίαιτες για την καλλιέργεια των ψαριών και ιδίως των θαλάσσιων, εξαρτιούνται από τα βιομηχανικά θαλάσσια αλιεύματα για να δημιουργήσουν τροφή και έλαια για τα ψάρια (πίνακας 5.2).

	Capelin, Canada (1)	Sand eel, U.K. (2)	Herring, U.K. (3)	Cod liver, Canada (4)	Anchovy, Chile (5)	Menhaden, Canada (6)	Ancho pilcha South Africa (7)
14:0	8.2	8.2	6.7	3.6	7.5	8.9	6.1
16:0	8.2	14.6	13.3	14.9	17.5	21.2	17.0
16:1 n-7	9.4	7.4	6.9	7.5	9.0	11.2	9.2
16 PUFA	—	4.6	2.1	0.8	5.8	4.0	5.0
18:0	1.4	1.6	1.3		4.0	3.0	3.4
18:1	12.5	7.3	12.1		11.6	12.0	12.1
18:2 n-6	0.7	1.6	1.1	1.4	1.2	0.9	0.1
18:3 n-3	0.2	2.3	1.0	0.4	0.8	1.2	0.1
18:4 n-3	0.6	5.4	1.8	0.9	0.2	2.8	3.2
20:1 n-9	27.4	11.3	13.1	7.6	1.6	1.7	1.0
20:4 n-6	0.1	0.4	0.4	1.4	0.1	0.5	0.1
20:5 n-3	2.8	10.7	5.3	12.3	17.0	13.9	22.3
22:1 n-11	25.0	8.9	23.5	4.0	1.2	0.8	1.4
22:5 n-3	0.2	0.7	0.8	1.1	1.6	1.7	1.0
22:6 n-3	1.0	5.2	5.6	8.9	8.8	9.7	7.8
24:1	—	—	0.8	0.7	0.5	0.2	0.8
Saturated	17.8	24.4	21.3	21.5	29.0	34.1	26.1
Monoun- satu- rated	74.3	34.9	56.4	48.0	23.9	25.9	25.0
n-3 PUFA	4.8	28.9	16.8	24.4	34.2	33.3	40.1

Αναλυση λιπαρών οξέων σε λιπαρά θαλασσινών ψαριών
που ταξινομήθηκαν σε διάφορα γαδία του Ελληνικού

ΠΙΝΑΚΑΣ 5.2

6. ΤΑ ΛΙΠΗ ΣΤΗ ΔΙΑΤΡΟΦΗ ΤΩΝ ΨΑΡΙΩΝ

Τα λίπη στην δίαιτα των ψαριών παίζουν σημαντικό ρόλο στην παραγωγή ενέργειας των ζωικών ιστών αλλά και σαν πηγή των απαραίτητων λιπαρών οξέων (EFA). Εκτός απ' αυτό έχουν κι άλλο σημαντικό διατροφικό ρόλο αφού μεταφέρουν και άλλα λιποδιάλυτα θρεπτικά συστατικά όπως οι βιταμίνες A , D , και K.

Οι τελευταίες έρευνες έχουν δείξει ότι οι απαιτήσεις σε EFA διαφέρουν από είδος σε είδος. Από την άλλη τα αποτελέσματα της έρευνας για τις ενεργειακές απαιτήσεις των ψαριών τα τελευταία χρόνια έχουν δείξει ότι τα σαριοφάγα ψάρια, όπως η πέστροφα, το χέλι, το μαγιάτιο (YELLOW TAIL), τα οποία έχουν περιορισμένη ικανότητα στην χρησιμοποίηση των υδατανθράκων σαν πηγή ενέργειας, τα λίπη της διαίτας τους έχουν σημαντικό ρόλο και σ' αυτό.

6.1 Απαραίτητα Λιπαρά Οξέα που Απαιτούνται από τα Ψάρια (EFA)

Τα τελευταία χρόνια έχει γίνει μια ειτεταμένη έρευνα για τα EFA στα ψάρια. Ανάμεσα στα διάφορα είδη τα σαλμονοειδή έχουν επιλεγεί σαν τα πρώτα πειραματόζωα σε πολλές μελέτες και πολλοί μελετητές έχουν δείξει ότι η ιριδίζουσα πέστροφα (SALMO GAIRDNERI) απαιτεί στη δίαιτά της λιπαρά οξέα της οικογένειας του λινολενικού ($\omega 3$) για την μεγαλύτερη αύξηση και την προσαρμοστικότητα στην τροφή, χωρίς παθολογικές καταστάσεις. Οι NICOLAIDES ET WOODALL (1962) βρήκαν ότι μειώνεται ο χρωματισμός στον CHINOOK SALMON που στη δίαιτά τους υπήρχε ανεπάρκεια σε λινολεϊκό ($18:2\omega 6$) και λινολενικό ($18:3\omega 3$) οξύ.

Ο CASTELL (1972) βρήκε ότι οι απαιτήσεις της πέστροφας για το $18:3\omega 3$ είναι 1% της διαίτας και κανένας συνδιασμός $18:2\omega 6$ με $18:3\omega 3$ δεν έδωσε καλύτερο ρυθμό ανάπτυξης απ' ότι το $18:3\omega 3$ μόνο του σε ποσοστό 1% της διαίτας. Πάντως το $18:2\omega 6$ έδωσε μερική βελτίωση στην ανάπτυξη και στην προσαρμοστικότητα στην τροφή συγκρινόμενο με δίαιτες ελλειπής σε EFA , χωρίς όμως να προστατέψει απο μερικά συμπτώματα έλλειψης EFA , όπως το 'SHOCK SYNDROM'. Πειράματα που έγιναν αργότερα απο τον WATANABE(1974), τοποθέτησαν τις απαιτήσεις αυτών των ειδών σε λινολενικό($18:3\omega 3$) οξύ μεταξύ του 0.8% και 6% της διαίτας.

Απο την μελέτη πολλών ερευνητών καταλήγουμε στο συμπέρασμαότι το $18:3\omega 3$ είναι απαραίτητο στη διατροφή της πέστροφας .

Το CHANNEL CATFISH (ICTALURUS PUNCTATUS) που ζεί στα ζεστά νερά στη Β.Αμερική βρέθηκε ότι δεν χρησιμοποιεί το 18:3ω3 τόσο αποτελεσματικά όσο τα σαλμονοειδή. Ο DUPREE (1961) έδειξε ότι το καλαμποκέλαιο προστιθέμενο στη βασική δίαιτα έδωσε θετικά αποτελέσματα στην αύξηση των ψαριών.

Το ίδιο βρήκαν και οι STICKNEY ET ANDREWS (1972) όπου καλύτερες αναπτύξεις πήραν όταν οι δίαιτες εμπλουτίστηκαν με τριγλυκερίδια βοδινού λίπους, ελαιολάδου και ιχθυελαίου και όχι με δίαιτες που περιείχαν ηλιέλαιο υψηλής περιεκτικότητας σε 18:2ω6 και λινέλαιο υψηλής περιεκτικότητας σε 18:3ω3. Ακόμα, ψάρια που ταΐστηκαν με δίαιτες χωρίς λιπαρά, εμφάνισαν μόνο μείωση στην ανάπτυξη και όχι συμπτώματα έλλειψης EFA καθώς επίσης βρέθηκαν ανεβασμένα τα επίπεδα του 20:3ω9 στο συκώτι αλλά και στη σάρκα.

Ο κυπρίνος φαίνεται να έχει την ίδια συμπεριφορά με το γατόψαρο στις απαιτήσεις σε EFA. Σε πειράματα που έγιναν ταΐστηκαν κυπρίνοι 2.5g χωρίς καθόλου λίπη για μεγάλο διάστημα χωρίς πρόβλημα. Προσθέτοντας κορεσμένα λιπαρά οξέα (5% *methyglaurate*) είχαμε θετικά αποτελέσματα στην ανάπτυξη. Προσθέτοντας 18:3ω3 για 22 εβδομάδες είχαμε μικρή ακόμα βελτίωση στην ανάπτυξη και στην προσαρμοστικότητα στην τροφή. Ο λίγο μικρότερος ρυθμός ανάπτυξης στη δίαιτα χωρίς λίπη μπορεί να αποδοθεί στις λιγότερες θερμίδες που περιέχει αυτή η δίαιτα. Σε διατροφικά πειράματα με πολύ μικρούς κυπρίνους (0.65g) που ήταν σε δίαιτα χωρίς λιπαρά για 4 μήνες πριν ήταν σαφές ότι τα ψάρια αυτά είχαν EFA απαιτήσεις και για 18:2ω6 και για το 18:3ω3. Την καλύτερη προσαρμοστικότητα τροφής και ανάπτυξη του βάρους την είχαν σε δίαιτες με 1% σε 18:3ω3 και 1% σε 18:2ω6.

Για το χέλι βρέθηκε ότι απαιτεί και το 18:2ω6 και το 18:3ω3. Καλύτερη ανάπτυξη στο χέλι παίρνουμε με ανάμιξη του καλαμποκέλαιου με το μουρουνέλαιο σε αναλογία 2:1 που περιέχει και ω6 και ω3 λιπαρά οξέα. Ο TAKEUCHI (1980) βρήκε ότι οι απαιτήσεις του χελιού σε 18:2ω6 έχουν την ίδια σχέση με του κυπρίνου αλλά σε χαμηλότερα επίπεδα στη δίαιτα - 0,5% της δίαιτας 18:2ω6 και 0,5% σε 18:3ω3.

Ο TAKEUCHI (1979) ερεύνησε τις απαιτήσεις σε EFA του CHUM SALMON (ONCORYNCHEUS LETO) κρατώντας μερικούς σε αλμυρό νερό και άλλους σε γλυκό νερό, βρήκε ότι οι απαιτήσεις του σε EFA δεν αλλάζουν ανάλογα με το περιβάλλον που βρίσκεται. Βρήκε επίσης ότι είναι το πιο ευαίσθητο ψάρι στην έλλειψη σε EFA απ'όσα ψάρια ερευνήθηκαν. Έτσι

ταΐζοντας τον CHUM SALMON με δίαιτα ελλειπή σε EFA πήραμε φτωχή ανάπτυξη, μικρή αποδοτικότητα της τροφής, υψηλές θνησιμότητες και πρησμένα οχρά συκώτια από την δεύτερη εβδομάδα της δίαιτας. Προσθέτοντας ή 18:2ω6 ή 18:3ω3 στη δίαιτα βελτιώθηκε η ανάπτυξη, αλλά η θνησιμότητα δεν αντιμετωπίστηκε αποτελεσματικά με πρόσθεση 0,5% 18:3ω3. Τα καλύτερα αποτελέσματα τα είχαμε με 1% 18:2ω6 και 1% 18:3ω3.

Τα μεγαλύτερα επίπεδα λιπαρών στη δίαιτα, κυμαινόμενων από 1% έως 2,5% για τα ω3 και περισσότερο από 1% για τα ω6 εμπόδισαν την ανάπτυξη στο CHUM SALMON όπως και στο COHO SALMO (ONCORYNCHUS LISUTCH). Επίσης επιβεβαιώθηκε ότι το 18:3ω3 ήταν αποτελεσματικό στο να μην εμφανιστεί το σύνδρομο έλλειψης των EFA στο COHO SALMON.

Ο KANAZAWA (1980) εξέτασε τις απαιτήσεις σε EFA της τιλάπια (TILAPIA ZILII), ένα τροπικό ψάρι, χορτοφάγο, που είναι ικανό να ζει σε γλυκό και αλμυρό νερό. Στην τιλάπια οι επιδράσεις στην πρόωθηση της ανάπτυξης του 18:2ω6, 18:3ω3 και 20:5ω6, δείχνουν ότι αυτό το ψάρι απαιτεί μάλλον ω6 από ω3 λιπαρά οξέα. Οι διαιτητικές απαιτήσεις της τιλάπια για το 18:2ω6 και 20:5ω6 είναι περίπου 1% της δίαιτας.

Από την άλλη ο YONE έδειξε ότι το 18:3ω3 δεν είναι αρκετό από μόνο του να καλύψει τις απαιτήσεις σε λιπαρά στη διατροφή ορισμένων ψαριών αλμυρού, όπως RED SEA BREAM (CHRYSOPHRYS MAJOR), BLACK SEA BREAM (MYLIO MACROCEPHALUS), OPALEYE (GIRELLA NIGRICANS) και YELLOW TAIL (SERIOLA GUINGUERADIATA), όπως σ'αυτά του γλυκού νερού.

Το RED BREAM και το YELLOW TAIL είναι και τα δύο εμπορικής σημασίας ψάρια, κυρίως στην Ιαπωνία που καλλιεργούνται σε ζεστό θαλασσινό νερό. Το YELLOW TAIL μεγαλώνει καλύτερα, έχει υψηλό αιματοκρίτη και αιμοσφαιρίνη και καλύτερη αποδοτικότητα τροφής όταν η δίαιτα περιλαμβάνει κάποιο ιχθυέλαιο όπως μουρουνέλαιο με υψηλή περιεκτικότητα σε ω3 λιπαρά οξέα μακριάς αλυσίδας (περισσότερα από 20 άτομα C) και πολυακόρεστα, απότι αν ταΐζονταν με καλαμποκέλαιο (FURUKAWA 1966, TSUKAHARA 1967).

Ο YONE (1974) πήρε παρόμοια αποτελέσματα όταν έδωσε στο RED SEA BREAM δίαιτες με ιχθυέλαιο και καλαμποκέλαιο. Οι απαιτήσεις σε EFA δεν ικανοποιήθηκαν ούτε με 18:2ω6 ούτε με το 18:3ω3. Περαιτέρω πρόσθεση 18:3ω3 σε επίπεδα μεγαλύτερα του 3% είχαμε λιπαρό συκώτι, σύμπτωμα που στην πέστροφα παρουσιάζεται με απουσία του 18:3ω3. Εμπλουτισμός με κάποιο λάδι που περιείχε 20:5ω3 και 22:6ω3 προετοιμασμένο από ιχθυέλαιο ήταν αποτελεσματικό στην αύξηση και στην γε-

νικιότερη κατάσταση του ψαριού. Και τελικά ο YONE (1978) έδειξε ότι τα ω3 πολυακόρεστα λιπαρά οξέα με περισσότερα από 20 άτομα C στην αλυσίδα (ω3 HUFA) είναι απαραίτητα στη διατροφή αυτών των ψαριών, παίζουν ρόλο EFA, και οι απαιτήσεις του RED SEA BREEM σε ω3 HUFA είναι περίπου 0,5% της δίαιτας.

Οι TAKEUCHI και WATANABE (1977b) βρήκαν τα ίδια αποτελέσματα ταΐζοντας πέστροφες με δίαιτα 1% 18:3ω3 και 4% 12:0 όπως και στη δίαιτα με 18:2ω6, ενώ ταΐζοντας πέστροφες με 18:3ω3 1% και 9% 12:0 η ανάπτυξη μειώθηκε. Σ'αυτά τα επίπεδα λιπών (10%) χρειάζεται περισσότερο του 2% 18:3ω3 για την καλύτερη ανάπτυξη, αποδεικνύοντας ότι τα ανεβασμένα επίπεδα λιπών στη δίαιτα αυξάνουν ταυτόχρονα και τις απαιτήσεις της πέστροφας για το 18:3ω3. Έτσι, πρότειναν τα EFA να εκφράζονται σαν ποσοστό των λιπών στη δίαιτα. Το ποσοστό αυτό για την πέστροφα είναι περίπου 20% των λιπών της δίαιτας.

Τα ψάρια του θαλάσσιου νερού έχουν γενικά καθορισμένες απαιτήσεις για τις σειρές ω3 στα EFA. Οι COWEY ET AL (1976a) περιέγραψαν ότι νεαρά καλιάνια αναπτύχθηκαν καλά με δίαιτες οι οποίες είχαν συμπληρωθεί με μουρουνέλαιο, μη μπορώντας όμως να αξιοποιήσουν αποτελεσματικά το 18:2ω6, 18:3ω3 και το 20:4ω6. Έτσι λαμβάνοντας υπόψη την ανικανότητά του να επίμηκηνει και να αποκορέσει περαιτέρω το 18:3ω3 το καλιάνι έχει κάποια ανάγκη για 20:5ω3 και 22:6ω3.

Οι GATESOUBE ET AL (1971) έδειξαν ότι για το καλιάνι σωματικού βάρους περίπου 85gr η παρουσία της μεγάλης αλυσίδας ω3 PUFA στη δίαιτα πρέπει να είναι στα επίπεδα του 0,8%. Για καλιάνιο όμως 200gr ο LEGER ET AL (1979b) δοκίμασε δίαιτα περιέχουσα 0,57% σε μεγάλης αλυσίδας ω3 PUFA και βρήκε ότι το 18:3ω3 όταν βρισκόταν στο υψηλό ποσοστό του 4% ικανοποίησε αρικτά τις ανάγκες για την ανάπτυξή τους. Επίσης νεαρές προνύμφες καλιανίου που ετράφησαν με δίαιτα από τροχόζωα σε 1,3% για ω3 PUFA μήκους αλυσίδας C20 ή και μεγαλύτερου (LE MILNAIRE ET AL 1983).

Η απαίτηση των θαλασσινών ψαριών για C20 και C22 ω3 PUFA εκτείνεται στην RED SEA BREEM (FUHJ και YONE 1976) και είναι χαρακτηριστική σε όλα τα θαλάσσια σαρκοφάγα. Γενικότερα αν και τα ω6 PUFA στο παρελθόν δεν έχουν θεωρηθεί EFA για τα θαλασσινά ψάρια, ένα μικρό ποσό σε 20:4ω6 υπάρχει σε αυτά τα ψάρια, με το να είναι κατά πρώτο λόγο εντοπισμένο στην μεταβολικά σημαντική φωσφατιδυλινοσιτολή. Παραβάλλοντας τα ω3 PUFA του κυριώτερου μέρους των φωσφολιπιδίων, μόνο μια μικρή εισαγωγή διαιτητικών 20:4ω6 θα μπορούσε να

χρειαστεί για την συντήρηση της δομής της φωσφατιδυνοσιτόλης και την λειτουργεία της. Σε αυστηρά θεωρητική βάση θα μπορούσε να υποστηριχθεί ότι οι διαιτητικές απαιτήσεις των ψαριών για ω6 PUFA ίσως να είναι παρόμοιες, σε μοριακή βάση, με αυτά της ινοσιτόλης. Τα ιχθυέλαια που χρησιμοποιήθηκαν για τα διατροφικά πειράματα τα οποία καθιέρωσαν τις απαιτήσεις των θαλασσινών ψαριών σε ω3 PUFA αναμφίβολα περιείχαν μικρά ποσά σε 20:4ω6, τυπικά περίπου 1% των συνολικών λιπών. Επιπλέον οι συνηθισμένες πρωτεΐνες προερχόμενες από θαλαστικά όπως η καζεΐνη ή οι πολυσακχαρίτες προέρχονται από φυτά όπως η δεξτρίνη του αραβοσίτου περιέχουν επίσης μικρά αλλά σημαντικά ποσά σε ω6 PUFA.

Οι W.M. KOVEN , GWM KISSIL και TANALER μελέτησαν τα ω3 λιπαρά οξέα και την κατηγορία των λιπών που απαιτούνται για τις προνύμφες της SPARUS AURATA, συγκρίνοντας και τύπους απώλειας σε πεινασμένες (για 6 ημέρες) προνύμφες και τους τύπους μετατροπής σε εκτρεφόμενες (τρεφόμενες για 17 ημέρες με ISOCHRISIS εμπλουτισμένα τροχόζωα), των επιπέδων των λιπών και το περιεχόμενό τους σε επιλεγμένες ομάδες λιπαρών οξέων. Στις προνύμφες σε νηστεία παρατηρήθηκε μια αξιοσημείωτη μείωση στο ουδέτερο κλάσμα ενώ η απλοποίηση στο πολικό κλάσμα ήταν περισσότερο μετριασμένη τόσο στις νηστικές όσο και στις εκτρεφόμενες προνύμφες.

Και στα τρία κλάσματα λιπών (ολικά, ουδέτερα, πολικά) των νηστικών ψαριών επικρατούσε ο ίδιος τύπος εκατοστιαίας απώλειας (μG/MG ξηρού βάρους προνύμφης), στα διάφορα τμήματα των λιπαρών οξέων και μπορεί να εκφραστεί ως $\omega 6 > \omega 9 > \omega 3$ (πίνακας 6.1). Αυτή η τάση παρουσιάστηκε εντονότερη στα πολικά κλάσματα και ασθενέστερη στα ουδέτερα ανταναιλώντας προφανώς την συγκέντρωση των πιο σπουδαίων ω3 λιπαρών οξέων.

Οι τύποι της απώλειας λιπαρών οξέων στα κλάσματα των ολικών και ουδέτερων λιπών στα εκτρεφόμενα ψάρια υποδηλώνει επίσης την συντήρηση των ω3 σειρών (πίνακας 6.1). Παρολαυτά, στα πολικά λίπη υπάρχει μια αντίθετη τάση απ' αυτή στα νηστικά ψάρια που μπορεί να εκφραστεί ως $\omega 3 > \omega 9 > \omega 6$. Αυτό σημαίνει ότι η υψηλή απαίτηση για μεμβρανικά ω3 πολυακόρεστα λιπαρά οξέα μεγάλης ανθρακικής αλυσίδας κατά την διάρκεια της γρήγορης προνυμφικής ανάπτυξης ξεπερνάει το απόθεμα του ψαριού.

Τα αποτελέσματα έδειξαν μια βιοχημική στρατηγική των προνυμφών που μετατρέπουν τα σπουδαία ω3 λιπαρά οξέα κατά την διάρκεια της

Μείωση(%) των λιπαρών οξέων των ολικών, ουδέτερων και πολικών λιπών κατά τη διάρκεια εκτροφής και νηστεία σε προνυμφες *Spirus aurata*

Fatty acid	Fed			Starved		
	Total	Neutral	Polar	Total	Neutral	Polar
n-9	50.9	66.3	6.6	44.8	30.4	26.0
n-6	44.5	61.4	4.3	50.3	30.8	31.0
n-3	28.3	40.5	23.0	35.1	24.5	11.5
20:5 n-3	21.3	28.6	35.2	47.4	31.3	38.9
22:6 n-3	31.2	40.7	35.2	24.3	20.2	1.6

Η μείωση είναι η εκατοστιαία απώλεια στις τιμές Lipid/lmg Ξηρού βάρους προνυμφής των λιπαρών οξέων των τάξεων ω3, ω6 και ω9 και των λιπαρών οξέων 20:5ω3 και 22:6ω9. Η κάθε τιμή είναι ο μέσος όρος από την ανάλυση των δείκτων με βιο μέση σταθερή απόκλιση 0.8mg/lmg Ξηρού βάρους προνυμφής

ΠΙΝΑΚΑΣ 6.2

νηστείας.

Η αξιολογημένη μείωση κατά την διάρκεια νηστείας στα ολιικά και ουδέτερα λίπη που συνοδεύτηκε από μια μικρότερη μείωση στα πολικά λίπη έχει αναφερθεί στον κυπρίνο (CUPRINUS CARPIO) (TAKEUCHI και WATANABE 1982) στην τιλάπια (TILAPIA NILOTICA) (JATOH ET AL 1984) και στην RED SEA BREEM (PAGRAS MAJOR) (TANDLER ET AL 1989).

Αυτό οφείλεται στο γεγονός ότι τα τριγλυκερίδια ή τα λίπη προσφέρουν στις προνύμφες την μεγαλύτερη πηγή σε αποθηκευμένη ενέργεια ανά μονάδα βάρους και γενικά καταβολίζονται κατά πρώτο λόγο κατά την διάρκεια της νηστείας. Αυτό είναι σε αντίθεση με τα πολικά λίπη τα οποία παίζουν ένα σημαντικό ρόλο στην δομή των κυτταρικών μεμβρανών και συνήθως προτιμούνται για μετατροπή.

Ο πίνακας 6.2 δείχνει οι ω3 σειρές λιπαρών οξέων μετατράπηκαν καθαρά εις βάρος άλλων ομάδων λιπαρών οξέων στις νηστικές προνύμφες της SPARUS AURATA.

Αυτό είναι λογικό σαν βιοχημική στρατηγική αφού οι ω3 σειρές λιπαρών οξέων, και ειδικά τα 22:6ω3 και 20:5ω3 είναι περισσότερο χρήσιμες σαν ουσιώδη συστατικά των βιολογικών μεμβρανών από ότι σαν ενεργειακό απόθεμα. Επίσης από τα δύο αυτά λιπαρά οξέα το εικοσιδυοεξαενικό οξύ (22:6ω3) μετατρέπεται σε μεγαλύτερο βαθμό και αυτό ίσως πιστοποιεί την ιδιαίτερη σημασία του κατά την διάρκεια αυτής της φάσης στην αναπτυξή των προνυμφών. Αυτοί οι τύποι μετατροπής παρατηρήθηκαν πιο έντονοι στα κλάσματα των πολικών λιπών π.χ. στα φωσφολιπίδια.

Σε μια πρόσφατη μελέτη από τους WATANABE ET AL (1987) οι προνύμφες της RED SEA BREEM ετράφησαν με μια ποικιλία από 0,14 έως 0,7% (ξηρού βάρους). Τα επίπεδα των ω3 HUFA στα ψάρια βρέθηκε ότι αυξήθηκαν σε αντιστοιχία με τα αυξανόμενα επίπεδα των ω3 HUFA των τροχοζών, και αυτή η σχέση απεικονίσθηκε στην καλύτερη ανάπτυξη και επιβίωση των προνυμφών.

6.2 Συμπώματα λιπαρών οξέων και παθολογία

Οι δύο συνήθειες ενδείξεις για όλα τα είδη των ψαριών που πάσχουν από έλλειψη απαραίτητων λιπαρών οξέων, είναι ο μικρός ρυθμός ανάπτυξης και η χαμηλή μετατρεψιμότητα της τροφής. Διαιτητικές μελέτες σε πολλά είδη του γλυκού νερού όπως η ιριδίζουσα πέστροφα

(CASTELL ET AL 1972, WATANABE ET AL 1974α) ο σολομός (TAKEUCHI ET AL 1979c), το χέλι (TAKEUCHI ET AL 1980), η τιλάπια (KANAZAWA ET AL 1980), και ο κυπρίνος (TAKEUCHI και WATANABE 1977c) και του θαλασσινού νερού όπως η κόκκινη τσιπούρα (FUJII και YONE 1976) και το καλιάνι (LOWEY ET AL 1976α, BELL ET AL 1985α) έδειξαν τέτοια συμπτώματα.

Πέστροφα η οποία στερήθηκε από διαιτητικά PUFA για μερικούς μήνες έχασε τις αισθήσεις της όταν υποβλήθηκε σε ξαφνικό ερέθισμα: το σύνδρομο του σοκ όπως καλείται (CASTELL ET AL 1972, WATANABE ET AL 1974).

Η διάβρωση ή σάπισμα των πτερυγίων (ουραίο και ραχιαίο) έχει παρατηρηθεί στην πέστροφα σαν αποτέλεσμα έλλειψης απαραίτητων λιπαρών οξέων (HIGASHI ET AL 1966, GASTELL ET AL 1972α) αλλά και στο καλιάνι (BELL ET AL 1985).

Πιο πρόσφατα ο BELL ET AL (1985) ανέφερε ότι τα καλιάνια τα οποία συντηρήθηκαν με δίαιτα που δεν περιείχε PUFA έδειξαν μια υψηλή επιρρόπεια σε σάπισμα πτερυγίων τόσο της ουράς όσο και του ραχιαίου. Μερικά από αυτά τα καλιάνια ανέπτυξαν επίσης σάπισμα ή διάβρωση της κάτω σαγονιάς. Αν και οι πέστροφες που μελετήθηκαν από τον WATANABE ET AL (1974α) δεν ανέπτυξαν σάπισμα πτερυγίων όταν τράφηκαν με δίαιτες ελλειπείς σε EFA για 15 εβδομάδες, έδειξαν όμως ωχρό πρησμένο συκώτι, το οποίο είναι χαρακτηριστικό στις ελλειπείς δίαιτες σε EFA στον σολομό (TAKEUCHI ET AL 1979c) και στην πέστροφα (CASTELL ET AL 1972α).

Επίσης ωχρό πρησμένο συκώτι εμφανίζεται σ' αυτές τις περιπτώσεις με ακόλουθη αύξηση του ηπατοσωματικού δείκτη. Το πρησμένο συκώτι από έλλειψη απαραίτητων λιπαρών οξέων στα σαλμονοειδή περιέχει περισσότερα λιπίδια απ' ό,τι τα ψάρια μάρτυρες, και η αύξηση των λιπιδίων οφείλεται κυρίως στη συσσώρευση ουδέτερων λιπιδίων (WATANABE ET AL 1974c, TAKEUCHI ET AL 1979c). Και στο καλιάνι έχουμε αύξηση των περιεχομένων ηπατικών λιπιδίων (COVEY ET AL 1976b). Η συσσώρευση ηπατικών λιπιδίων σε ποντίκια που υπέφεραν από αντίστοιχη έλλειψη, οφείλεται σε εξασθένηση της βιοσύνθεσης λιποπρωτεϊνών με αποτέλεσμα να εμποδίζεται η έξοδος των λιπιδίων από το συκώτι (FUKUZAWA ET AL 1971). Η ίδια διαδικασία στην μεταφορά των λιπιδίων πιθανόν να υπάρχει και στα ψάρια που πάσχουν από έλλειψη απαραίτητων λιπαρών οξέων.

Άλλα συμπτώματα σχετικά με την χρονιά έλλειψης απαραίτητων λι-

παρών οξέων στην ιριδίζουσα πέστροφα είναι οι μεγενθυμένες καρδιές με λευκές προεξέχουσες αρτηρίες αίματος, ένα ελαφρά μικρότερο περιεχόμενο αιμοσφαιρίνης και αυξημένο περιεχόμενο υγρασίας στους μύες και τα σπλάχνα (CASTELL ET AL 1972a , WATANABE ET AL 1974b). Επίσης παρατηρούνται και κυτταρικές και ενδοκυτταρικές διαφοροποιήσεις π.χ στα μιτοχόνδρια (CASTELL ET AL 1972b).

Ο CASTELL ET AL (1972b) σημείωσε ότι τα συκώτια σε πέστροφες ελλειπή σε EFA έχουν υψηλότερο αναπνευστικό ρυθμό από τα συκώτια σε πέστροφες που ετράφησαν με δίαιτες επαρκείς σε $\omega 3$ PUFA. Στο υποκυτταρικό επίπεδο, τα μιτοχόνδρια που απομονώθηκαν από συκώτια πεστροφών που συντηρήθηκαν με δίαιτες ελεύθερες από λίπη, ήταν πολύ εύθραυστα και έχουν υψηλότερο βαθμό πρηξήματος από τα μιτοχόνδρια ψαριών που ετράφησαν με ελεγχόμενη δίαιτα.

Αυτή η μιτοχονδριακή ανωμαλία θα μπορούσε να εμποδισθεί στις ελλειπής σε EFA πέστροφες ταΐζοντάς τις 10% λάδι σολομού με την δίαιτα 2 ημέρες πριν την απομόνωση των οργανιδίων. Στους πλευρικούς σφηνοειδής μύες στο ελλειπή σε EFA καλιάνι, παθολογικές αλλαγές παρατηρήθηκαν στα λιπώδη κύτταρα που περιβάλλουν τα πλευρικά λεμφικά κανάλια (COWEY ET AL 1976b). Αυτά τα κύτταρα έδειξαν αλλαγές στην δομή περιλαμβάνοντας και περιστασιακές ρήξεις των κυτταρικών μεμβρανών και υπήρξε ένας έκδηλος πολλαπλασιασμός των τριχοειδών μεταξύ των κυττάρων. Τα καλιάνια που συντηρήθηκαν από τον BELL ET AL (1985) με δίαιτα ελεύθερη σε PUFA έδειξαν καταφανής παθολογίες στον ιστό των βραγχίων.

Η αιμοραγία από τα βράγχια αυτών των ψαριών ήταν αντίστοιχη με την απώλεια χλωριούχων κυττάρων , αναπνευστικού επιθήλιου από τα βραγχιακά ελάσματα. Τα χλωριούχα κύτταρα είναι πλούσια σε πλασματικές μεμβράνες, έχουν ένα υψηλό ρυθμό ανακύκλωσης, και είναι μια σπουδαία θέση για την ωσμορύθμιση στα ψάρια του θαλασσινού νερού. Αξιοσημείωτη είναι η επίδραση της έλλειψης απαραίτητων λιπαρών οξέων στην ποσότητα και ποιότητα των παραγόμενων αυγών της ιριδίζουσας πέστροφας (π.χ λιγότερα και με μικρότερη εγκολαψιμότητα) (WATANABE ET AL 1984) ή ακόμη και στις ανωμαλίες που παρουσιάζουν τα νεαρά ιχθύδια της κόκκινης τσιπούρας (CHRYSOPHRYS MAJOR) (WATANABE 1982).

Από την άλλη μεριά διατροφής με $\omega 3$ PUFA στην ιριδίζουσα πέστροφα σε ένα επίπεδο πολύ πάνω από τις ελάχιστες απαιτήσεις είχε σαν αποτέλεσμα μικρή ανάπτυξη και χαμηλό δείκτη μετατρεψιμότητας, χαρακτηριστικά περισσότερο συνηθισμένα στην έλλειψη λιπαρών οξέων

(TAKEUCHI και WATANABE 1979). Επίσης βρέθηκε ελαφρά αυξημένο ποσοστό υγρασίας σώματος και μικρή μείωση μεγέθους του συκωτιού και του λιπιδιού περιεχομένου των ψαριών αυτών.

Μελέτες επίσης που έγιναν, ψάρια της GILT HEAD BREAM (SAPUS AURATA) έδειξαν μια μείωση της συγκέντρωσης της αιμοσφαιρίνης στο αίμα των ψαριών, όπως επίσης και κάποια επιρροή στον αιματοκρίτη (CASTELL ET AL 1972b).

6.3 Τροποποιήσεις των λιπών της δίαιτας κατά τον μεταβολισμό

Η ικανότητα των ψαριών να τροποποιούν τα διαιτητικά ΕΦΑ μέσω των δρόμων που φαίνονται στον πίνακα έχει πολύ καλά αποδειχθεί.

Τα λίπη των ιστών και ιδιαίτερα τα φωσφολιπίδια των σαλμονοειδών, που ταΐστηκαν με δίαιτες που περιείχαν 18:2ω6 ως το μόνο PUFA, είναι πάντοτε πλούσια σε 20:4ω6, 20:3ω6 και 22:5ω6. Οι TAKEUCHI και WATANABE (1982) και TAKEUCHI ET AL (1979c) έδειξαν ότι όταν το 18:3ω3 είναι το μοναδικό PUFA στη δίαιτα τα 18:4ω3, 20:4ω3, 20:5ω3 και 22:6ω3 παρουσιάζονται σε σημαντικές αναλογίες.

Οι OWEN ET AL (1975) τάϊσαν ιριδίζουσα πέστροφα με [¹⁴C] 18:3ω3 και παρατήρησε ότι το 70% της ραδιενέργειας που ανακαλύφθηκε στα λιπαρά οξέα των λιπών των ιστών μετά από 6 ημέρες αφορούσε το 22:6 με μικρότερα ποσοστά στα 18:4, 20:4 και 22:5.

Αντίθετα το καλιάνι δεν τροποποίησε κανένα από τα διαιτητικά 18:1ω9, 18:2ω6 και 18:3ω3 που μαρκαρίστηκαν με ραδιενεργό άνθρακα σε κάποιο λιπαρό οξύ μακρύτερης ανθρακικής αλυσίδας. Η περισσότερη ραδιενέργεια στα λιπαρά οξέα των ιστών παρουσιάστηκε πάλι σε κάποιο απ'αυτά που είχαν αρχικά μαρκαριστεί.

Ο KANAZAWA ET AL (1979) σύγκρινε την ικανότητα διαφορετικών ειδών ψαριών να μετατρέπουν τα εικχυμένα (¹⁴C) 18:3ω3 σε άλλα λιπαρά οξέα και έδειξε ότι στην ιριδίζουσα πέστροφα ξαναβρέθηκε σημαντική ποσότητα ραδιενέργειας μέσα σε 24h στα λίπη της σειράς ω3: 18:4, 20:3, 20:4, 20:5, 22:5 και 22:6, ενώ τα τρία τελευταία οξέα περιείχαν το 12,7% της αρχικής ραδιενέργειας. Το AYU FISH και το χέλι (ψάρια του γλυκού νερού) μετέτρεψαν μικρότερη ποσότητα του αρχικού [¹⁴C] 18:3ω3 σε άλλα λίπη αλλά υπήρχε ίδια διασπορά των συντεθειμένων λιπαρών οξέων.

Σε άλλη μελέτη οι YAMADA ET AL (1980) τάϊσαν με (^{14}C) 18:3ω3 τέσσερα είδη θαλασσινών ψαριών (RED SEA BREAM, BLACK SEA BREAM, OPAL EYE και STRIPED MULLET) και ιριδίζουσα πέστροφα. Η ιριδίζουσα πέστροφα μετέτρεψε εκτεταμένες ποσότητες (^{14}C) 18:3ω3 σε 22:6ω3 και άλλα ενδιάμεσα λιπαρά της σειράς ω3, αλλά τα θαλασσινά είδη διατήρησαν το 82-91% της ολικής ραδιενέργειας σαν (^{14}C) 18:3ω3.

Άλλες μελέτες έχουν δείξει ότι μείγματα των 20:5ω3 και 22:6ω3 στις αναλογίες που βρίσκονται στα φυσικά ιχθυέλαια, ικανοποιούν τις ανάγκες σε EFA σε θαλασσινά ψάρια όπως το φαγιρί και το καλιάνι.

Από τότε όμως που στις περισσότερες διατροφικές μελέτες χρησιμοποιούνται τυπικά ιχθυέλαια, λίγα είναι γνωστά για την ικανότητα των ψαριών να μετατρέπουν το 20:5ω3 σε 22:6ω3. Όταν οι BELL ET AL (1985α,β) τάϊσαν νεαρά καλιάνια με δίαιτα που περιέχει υψηλή αναλογία (13,8:1) 20:5ω3 σε 22:6ω3, υπήρξαν πολλές θνησιμότητες και τα φωσφολιπίδια μερικών ιστών είχαν μειώσει τα περιεχόμενα των 22:6ω3. Μειώνοντας την αναλογία του 20:5ω3 και 22:6ω3 σε 22:1 υπήρξαν λιγότερες θνησιμότητες υποθέτοντας έτσι ότι τα ένζυμα που μετατρέπουν το 20:5ω3 σε 22:6ω3 έχουν μικρή δραστηριότητα στο καλιάνι και ότι και τα δύο αυτά οξέα είναι απαραίτητα.

Συγκεντρωτικά μπορούμε να πούμε ότι τα ψάρια του γλυκού νερού και ιδιαίτερα τα σαλμονοειδή έχουν την ικανότητα να αποκορέσουν και να επιμηκύνουν τα C_{18} PUFA της δίαιτας μέσω των οδών που φαίνονται στον πίνακα. Αντίθετα τα θαλασσινά ψάρια στερούνται τα απαραίτητα ένζυμα για την τροποποίηση των C_{18} PUFA και στην δίαιτά τους C_{20} PUFA και C_{22} PUFA.

Από την άλλη μεριά, αναλυτικές ενδείξεις υποστηρίζουν ότι η ιριδίζουσα πέστροφα δεν είναι ικανή να αντιστρέψει το διαιτητικό 22:6ω3 σε 20:5ω3 (YU και SINNBUBER 1972), αλλά δεν έχει διευκρινιστεί αν αυτό ισχύει για όλα τα ψάρια.

6.4 Πολυακόρεστα λιπαρά οξέα σαν EFA

Από τις παραπάνω μελέτες στα EFA για τα ψάρια φαίνεται ότι οι απαιτήσεις σε EFA διαφέρουν από ψάρι σε ψάρι. Είναι όμως ενδιαφέρουσα η παρατήρηση ότι το λάδι από συκώτι ψαριού, συμπεριλαμβανομένων των υπολοιμάτων από την μοριακή απόσταξη του POLLACK LIVER OIL για την παραγωγή βιταμινούχων παρασκευασμάτων, ήταν πολύ αποτελεσματικό για την καλή ανάπτυξη και την βελτίωση της προσαρμοστικότη-

τας στην τροφή σε όλα τα είδη που αναφέρονται και που έχουν διαφορετικές απαιτήσεις σε EFA.

Ο μηχανισμός αυτής της εντυπωσιακής ανάπτυξης είναι άγνωστος αλλά διάφοροι μελετητές προτείνουν ότι οφείλεται :

1. Στις λιποδιάλυτες βιταμίνες A και D (HONJO 1965).
2. Στα φωσφολιπίδια (PHILIPS 1963).
3. Στα PUFA (HIGASHI 1964 , KANEKO 1967).

που περιέχονται στο POLLOCK LIVER OIL. Τα τελευταία αποτελέσματα ερευνών σε θέματα EFA ψαριών προτείνουν ότι η διατροφική αξία της δίαιτας με POLLOCK OIL στα ψάρια οφείλεται στα PUFA και ιδιαίτερα στα ω3 HUFA (μακράς αλυσίδας ακόρεστα λιπαρά οξέα) στην περιοχή των λιπαρών οξέων. Αυτό απέδειξαν και οι WATANABE και TAKEUCHI (1976) ταΐζοντας πέστροφες με δίαιτες από POLLOCK LIVER OIL όπου η μια περιείχε όλα τα λιπαρά και η άλλη όχι. Ο LEE (1967) κατάφερε να μειώσει τους ρυθμούς ανάπτυξης της πέστροφας ταΐζοντάς την με καλαμποκέλαιο σαν πηγή λιπαρών , αλλά οι ρυθμοί ανάπτυξης αυξήθηκαν όταν εμπλουτίσθηκε με λινολεϊκό και ιχθυέλαιο πλούσιο σε C20 και C22 ω3 λιπαρά οξέα. Τελευταίες έρευνες έδειξαν επίσης ότι το μουρουνέλαιο είναι μεγαλύτερης διατροφικής αξίας για τα στρείδια (CRASOSTREA VIRGINICA) και τον αστακό (HOMARUS AMERICANICUS) από το καλαμποκέλαιο. Αυτοί οι μελετητές υποστηρίζουν ότι η διατροφική αξία του μουρουνελαίου σε σχέση με το καλαμποκέλαιο, οφείλεται στο ότι το μουρουνέλαιο έχει περισσότερα ω3 λιπαρά από το καλαμποκέλαιο.

Από τα αποτελέσματα αυτά συμπεραίνουμε ότι η αποτελεσματικότητα του ιχθυελαίου σαν πηγή EFA για τα ψάρια είναι τα ω3 HUFA όπως το 20:5ω3 και 22:6ω3. Από πειράματα των WATANABE και TAKEUCHI (1976) αντικαθιστώντας το ιχθυέλαιο με συγκρίσιμη ποσότητα μεθυλολινολενικού, βρέθηκε ότι δεν βελτιώθηκε η αύξηση στα ψάρια, από το οποίο συμπεραίνουμε ότι δίαιτες που περιέχουν ω3 HUFA έχουν μεγαλύτερη αξία σαν EFA απότι δίαιτες με 18:3ω3 , αν και οι YO και SINNHUBER (1972) αναφέρουν ότι το 18:3ω3 και το 22:6ω3 έχουν την ίδια αξία σαν EFA για την πέστροφα. Είναι επίσης λογικό να προβλέψουμε ότι το 20:5ω3 και 22:6ω3 από το ιχθυέλαιο, εμφανίζονται να δρουν θετικά στην αύξηση των ψαριών και η ισορροπία στην ύπαρξη αυτού του τύπου λιπαρών οξέων με τα φυσιικά λίπη στην δίαιτα είναι σημαντικότερη στην ανάπτυξη των ψαριών από ότι η συνολική ποσότητα των ω3 λιπαρών στη δίαιτα.

Μελετώντας την δράση των ω3 HUFA σαν EFA οι TAKEUCHI και WATA-

NABE (1977c και 1980) βρήκαν ότι τα αποτελέσματα από την πρόσθεση 0,5% 20:5 ω 3 και 0,5% ω 3 HUFA , ανάμιξη (20:5 ω 3 και 20:6 ω 3 =1:1), ελάχιστα διαφέρουν σε σχέση με δίαιτα 1% σε 18:3 ω 3 στην ανάπτυξη του κυπρίνου, του χελιού, του CHUM SALMON και COHO SALMON. Το γεγονός ότι το ιχθυέλαιο πάντα έδινε καλύτερη ανάπτυξη σ'όλα τα είδη ψαριών παρ'όλη την χαμηλή περιεκτικότητά του σε ω 3 λιπαρά οξέα (0,4-0,6%) μπορεί εύκολα να εξηγηθεί από τα παραπάνω. Επίσης φαίνεται και από το γεγονός ότι οι εμπορικές δίαιτες για διάφορα είδη ψαριών που περιέχουν λίπη σε ποσοστό 4-6% φτιαγμένες συνήθως από ιχθυάλευρα, στις οποίες η περιεκτικότητα σε ω 3 HUFA (20:3 ω 3 και 22:6 ω 3) είναι περίπου 0,4-0,6% , ικανοποιούν αποτελεσματικά τις απαιτήσεις σε EFA των ψαριών.

Πρακτική αξία σαν EFA, στις δίαιτες που χρησιμοποιούνται στην παραγωγή, έχουν τα 20:5 ω 3 και 22:6 ω 3 (ω 3 HUFA). Αυτά συνήθως προσθέτονται στη μορφή λαδιού λίγο πριν ταΐσουν τα ψάρια.

Οι TAKEUCHI και WATANABE (1980) έδειξαν ότι C22:2 λιπαρά οξέα με ένα διπλό δεσμό στη θέση ω 3 και ένα κοντά στο καρβοξύλιο δεν έχουν αξία σαν EFA για την πέστροφα και το CHUM SALMON. Επίσης λίπη που οι διπλοί δεσμοί διακόπτονται από μεθυλένιο φαίνεται να έχουν αξία μόνο στη μη εμφάνιση συνδρόμου έλλειψης EFA.

6.5 Ο ρόλος των λιπαρών

6.5.1 Βιολογικές μεμβράνες

Οι βιολογικές μεμβράνες αποτελούνται από μια διπλοστιβάδα λιπιδίων με διάφορους τύπους πρωτεϊνών εμβαπτισμένες ή συνδεδεμένες με αυτή (FINEAU και MICHEL 1981). Η συντήρηση της σωστής σύνθεσης συστατικών είναι κρίσιμη για την λειτουργία των μεμβρανών αυτών. Τα φωσφολιπίδια είναι τα κύρια λιπίδια όλων των βιομεμβρανών και έχουν ένα υψηλότερο ποσοστό PUFA στα λιπαρά τους οξέα απ'ότι τα τριγλυκερίδια. Τα φωσφολιπίδια των ψαριών χαρακτηριστικά περιέχουν μια αναλογία ω 3/ ω 6 PUFA του 10-15/1 (ACKMAN). Αξιοσημείωτες διαφορές υπάρχουν στη σύνθεση των λιπαρών οξέων μεταξύ των διαφόρων φωσφολιπιδίων (HAZEL 1979 , ACKMAN 1980).

Η κύρια όμως ουσία που εμφανίζεται σε υψηλό ποσοστό σε όλους τους ιστούς των ψαριών σαν φωσφολιπίδιο , είναι η φωσφατιδυλινοσι-

τόλη καρδιολιπίνη και σφιγγομυελίνη.

Για παράδειγμα στην πέστροφα και η φωσφατιδυλοχολίνη και η φωσφατιδυλαιθυλαμίνη περιέχουν τα 16:0 , 18:1ω9 και 22:6ω3 σαν τα κύρια λιπαρά οξέα , η φωσφατιδυλοσερίνη είναι πλούσια σε 16:1 , 22:6ω3 και 18:0 και αρκετά επαρκής σε 18:1ω9. Η καρδιολιπίνη και η σφιγγομυελίνη χαρακτηρίζονται από υψηλά ποσοστά σε 16:0 και 18:1ω9 (HAZEL 1979). Η σύνθεση των φωσφολιπιδίων των θαλασσινών ψαριών σε λιπαρά οξέα φαίνεται να είναι ίδια με αυτή της πέστροφας εκτός από το 20:5ω3 που φαίνεται να είναι πιο διαδεδομένο στα θαλασσινά ψάρια (ACKMAN 1980).

Αξιοσημείωτη εξαίρεση στα παραπάνω είναι η φωσφατιδυλινοσιτόλη η οποία χαρακτηρίζεται από υψηλά ποσοστά σε 18:0 και 20:4ω6 τόσο σε θαλασσινά όσο και ψάρια του γλυκού νερού.

6.5.2 Ρευστότητα βιομεμβρανών

Οι βιομεμβράνες για να λειτουργήσουν σωστά πρέπει να βρίσκονται σε ρευστή κατάσταση πράγμα που καθορίζεται από την σύνθεση των λιπαρών οξέων στα φωσφολιπίδια που τις συνθέτουν.

Το σημείο τήξης των λιπαρών οξέων καθορίζεται από τον αριθμό των διπλών δεσμών και την θέση τους στην ανθρακική αλυσίδα. Όλα τα PUFA που βρίσκονται στα φυσικά λιπίδια των ψαριών έχουν σημεία τήξης πολύ κάτω από 0°C. Η παρουσία τους στις μεμβράνες των ψαριών στην σωστή ισορροπία με κορεσμένα και μονοακόρεστα λιπαρά οξέα διατηρούν τις βιομεμβράνες σε ρευστή κατάσταση.

Το πόσο απαραίτητα είναι τα ω3 PUFA στις δίαιτες των ψαριών συνδέεται άμεσα με τον ρόλο τους σαν συστατικά των βιομεμβρανικών φωσφολιπιδίων ένας ρόλος που φαίνεται καλά στη διαδικασία ρύθμισης της ρευστότητας όπου τα ψάρια επαναδομούν τις βιομεμβράνες τους σαν απάντηση στην περιβαλλοντική θερμοκρασία (HAZEL 1984).

Κατά την περίοδο προσαρμογής (εγγιλιματισμού) στο κρύο, το ποσό των φωσφολιπιδίων στις βιομεμβράνες των ψαριών δεν αλλάζει, αλλά αλλαγές συμβαίνουν : (1) στο σχετικό ποσοστό των μεμονομένων φωσφολιπιδίων (2) στην κατανομή των λιπαρών οξέων των φωσφολιπιδίων και (3) στην κατανομή των λιπαρών οξέων μέσα στα φωσφολιπιδιακά μόρια. Οι αλλαγές στην αναλογία των δύο κύριων φωσφολιπιδίων , φωσφατιδυλοχολίνη και φωσφατιδυλαιθυνολαμίνη, είναι μια ευαίσθητη ένδειξη

στα ψάρια για τις αλλαγές στην περιβαλλοντική θερμοκρασία (HAZEL και CARPENTER 1985 , CRISTIANSER 1985 , MILLER ET AL 1976).

Για παράδειγμα στην ιριδίζουσα πέστροφα που μεταφέρθηκε από 20°C σε 5°C το ποσοστό της φωσφατιδουλαιθυλαμίνης αυξάνεται με μια ανάλογη μείωση στην φωσφατιδυλοχολίνη στο συκώτι και στα βράγχια (HAZEL 1979 , 1985). Ανάλογη αύξηση της φωσφατιδουλαιθυλαμίνης συμβαίνει και στο έντερο του χρυσόψαρου (MILLER ET AL 1976), στις σάρκες του κυπρίνου (WODTKE 1981) και στο συκώτι του LEPONIS CYANE-LLUS (CRISTIANSSEN 1984) , κατά την διάρκεια του εγγλιματισμού τους στο κρύο.

Όταν η πέστροφα προσαρμόζεται στις χαμηλές θερμοκρασίες τα σχετικά ποσά της σφιγγομυελίνης και της καρδιολιπίνης μειώνονται στο συκώτι αλλά η καρδιολιπίνη είναι το μόνο δευτερεύον φωσφολιπίδιο που μειώνεται στα βράγχια (HAZEL 1985). Αντιστρόφως , κατά την διάρκεια της προσαρμογής της πέστροφας σε υψηλές θερμοκρασίες η αναλογία της φωσφατιδουλαιθυλαμίνης μειώνεται στα βράγχια και η φωσφατιδυλοχολίνη αυξάνεται (HAZEL και CARPENTER 1985). Οι αλλαγές στα μονοακόρεστα λιπαρά οξέα είναι λιγότερο καταφανής (HAZEL 1979 , SELLNER AND HAZEL 1982α).

Η έκταση όμως που συμβαίνουν αυτές οι αλλαγές στην σύνθεση των λιπαρών οξέων που οφείλονται στην ελάττωση της θερμοκρασίας , ποικίλουν ανάλογα με την τάξη των φωσφολιπιδίων και τον τύπο των βιολογικών μεμβρανών , αλλά η αύξηση στον αποκορεσμό είναι αμετάβλητη (COSSINS και PROSSER 1982 , WODTKE 1981). Στην φωσφατιδυλιχόνη έχουμε μια μεγάλη αύξηση στο 22:6ω3 σαν αντίδραση στις χαμηλές θερμοκρασίες ενώ αντίθετα στην φωσφατιδυλοθαινολαμίνη αυξάνεται το 20:5ω3.

Οι επιφερόμενες αλλαγές από την ελάττωση της θερμοκρασίας στα λιπαρά οξέα των φωσφολιπιδίων προκαλούνται από μερικούς μηχανισμούς που δρουν από κοινού. Μελέτες με αρχικώς μαριαρισμένα με ¹⁴C λιπαρά οξέα έχουν δείξει αυξημένη παραγωγή σε ακόρεστα λιπαρά οξέα στους ιστούς των ψαριών του γλυκού νερού σαν αντίδραση σε έντονη ελάττωση της θερμοκρασίας (RELIEWED BY M.V. BELL ET AL 1986). Τέτοιες αυξήσεις απεικονίζουν αυξημένη δραστηριότητα στον αποκορεσμό των λιπαρών οξέων (NINNO ET AL 1974 , SELLNER και HAZEL 1982b). Επιπροσθέτως η εξειδίκευση των ενζυμικών συστημάτων που μπλέκονται στον αποκορεσμό και την επιμήκυνση των λιπαρών οξέων , ευνοεί περισσότερο τις ω3 σειρές , στα προσαρμοσμένα στο κρύο ψάρια , οδηγώ-

ντας έτσι σε μια προνομιακή παραγωγή σε 20:5 ω 3 και 22:6 ω 3 (SELLNER και HAZEL 1982b). Οι μεγαλύτερες αλυσίδες της σειράς ω 3 στα PUFA, που σχηματίσθηκαν, ενσωματώνονται προνομιακά στα φωσφολιπίδια, ώστε να είναι εγγυημένος ο εμπλουτισμός των φωσφολιπιδίων με αυτά τα PUFA (HAZEL 1985, SELLNER και HAZEL 1982b).

Γενικά μπορούμε να πούμε ότι σαν απάντηση των χαμηλών θερμοκρασιών, τα ποσοστά των PUFA, ιδιαίτερα των ω 3PUFA, αυξάνουν σε όλα τα φωσφολιπίδια ενώ αυτά των κορεσμένων λιπαρών οξέων μειώνονται (HAZEL 1979, SELLNER και HAZEL 1982). Όλα αυτά βεβαίως αλληλεπιδρούν και με τον βιοχημικό και ενζυμικό μηχανισμό των ψαριών (NINNO ET AL 1974, SELLNER και HAZEL 1982).

Επίσης τα ψάρια του γλυκού νερού είναι πιθανότερο να αντιμετωπίσουν δραστηκές αλλαγές στη θερμοκρασία στο φυσικό περιβάλλον, ενώ στα θαλασσινά ψάρια η προσαρμογή στη ρευστότητα των βιομεμβρανών δεν έχει μελετηθεί σε βάθος. Οι γενικά υψηλότερες απαιτήσεις για απαραίτητα λιπαρά οξέα των ψαριών των κρύων νερών σε σχέση με τα ψάρια θερμών νερών αποδίδεται άμεσα στο ρόλο τους στη ρύθμιση της ομοιοστασίας των βιομεμβρανών.

6.5.3 Βιοσύνθεση

Γενικά, για τα ψάρια, τα ω 3 δρουν περισσότερο σαν EFA από τα ω 6 και εφόσον τα ω 3 PUFA υπερβαίνουν κατά πολύ τα ω 6 PUFA, ο σχηματισμός των εικοσαενικών λιπαρών οξέων και των σχετικών ενώσεων στα ψάρια είναι σημαντικού ενδιαφέροντος όχι μόνο για την παθολογία και την φυσιολογία των ψαριών, αλλά επίσης και για τους μηχανισμούς και τις πρόδρομες ενώσεις που εμπλέκονται σ' αυτή την διαδικασία. (Συνολικά, ως εικοσαενικά λιπαρά οξέα, αναφέρονται οι προσταγλαδίδες, οι θρομβοξάνες και οι λευκοτρίνες).

Η ικανότητα των ψαριών του γλυκού νερού να συνθέσουν προσταγλαδίνες (PG) από τα ω 6 PUFA αποδείχθηκε από τον CHRIST VAN DORP (1972), ο οποίος ανέφερε ότι τα βράγχια του κυπρίνου και της TENCH μετέτρεψαν 20:3 ω 6 σε PGE με παρόμοιες αναλογίες, όπως έκαναν οι νεφροί και τα πνευμόνια των θηλαστικών. Μικροσώματα από διάφορους ιστούς από τέσσερα είδη ψαριών γλυκού νερού, περιλαμβάνοντας και τιλάπιες σχημάτισαν επίσης προσταγλαδίνες από 20:4 ω 6 (BANDYOPADHYAY ET AL 1982). Ο OGATA ET AL (1978) έδειξε ότι οι ιστοί των

βραγχίων σε μερικά θαλασσινά ασπόνδυλα μετατρέπουν 20:3ω6 σε προσταγλαδίνες IN VITRO , αν και σε χαμηλότερους ρυθμούς απ'ότι στο νεφρό των κουνελιών. Μικροσώματα που παρασιευάστηκαν από το δέρμα του PLAICE μετέτρεψαν το 2% του προστιθέμενου 20:4ω6 σε PGE αλλά μόνο 0,3% από 20:5ω3 σε PGE (ANDERSON ET AL 1981). Πιο πρόσφατα οι HENDERSON ET AL (1985) ανέφεραν ότι το 20:4ω6 ήταν καλύτερο υπόστρωμα από ότι το 20:5ω για την σύνθεση των προσταγλαδινών στα ομογενοποιημένα ιστών των βραγχίων του καλιανίου. Οι MOU ET AL (1981) ανέφεραν ότι PGE₂ και PGF₂ που σχηματίστηκαν από 20:5ω3 και PGF₄ που σχηματίστηκε από 22:6ω3 , έλαβαν χώρα στα βράγχια της πέστροφας. Εντούτοις , το PGF₄ αναγνωρίστηκε ως τριυδροξύλιο-παράγωγο από 22:6ω3 (GERMAN ET AL 1983). Ένα όμοιο παράγωγο του 20:5ω3 έχει δειχθεί ότι είναι συγχρόνως εκκολαπτικός παράγοντας για τα αυγά των στρειδιών έτσι ώστε υδροξυλιώμενα παράγωγα των ω3 PUFA ίσως έχουν σπουδαίες φυσιολογικές λειτουργίες στους οργανισμούς.

Ο μεγαλύτερος ρυθμός της σύνθεσης των προσταγλαδινών παρατηρήθηκε στα βράγχια απ'ότι στο συκώτι ή στο έντερο του καλιανίου (HENDERSON ET AL 1985) και η γενική ικανότητα των ιστών των βραγχίων στα υδάτινα είδη να σχηματίσουν προσταγλαδίνες , υποδεικνύουν ένα ενδεχόμενο ρόλο γι'αυτές τις ενώσεις στον έλεγχο της ωσμορύθμισης και ίσως στην αναπνευστική διαδικασία των ψαριών. Οι προσταγλαδίνες είναι γνωστό ότι παίζουν ρόλο στην αναπαραγωγή των ψαριών όπως και των θηλαστικών (STACEY και COETZ 1981) και είναι παρούσες στις ωοθήκες και στο σπέρμα των ψαριών (NOMURA ET AL 1973).

Η ωορηξία σε μερικά είδη ψαριών προκαλείται από τις προσταγλαδίνες. Για παράδειγμα χορηγώντας με ένεση PGF₂ ή PGE₁ μέσα στο γατόψαρο ελευθερώνει τα αυγά από τις ώριμους ωοθύλακες μέσα σε 2 έως 6 ημέρες (SINGH και SINGH 1976) ενώ αντιθέτως χορηγώντας INDOMETHACIN , μια ανασταλτική ουσία για το σχηματισμό της προσταγλαδίνης καθυστερεί την ωορηξία στον κυπρίνο έως 12 ημέρες (KAPUR και TOOR 1979). Η PGF που συντίθεται μέσα στις ωοθήκες και ελευθερώνεται κατά την διάρκεια της ωορηξίας μέσα στην κυκλοφορία επενεργεί στον εγκέφαλο ώστε να επιφέρει την συμπεριφορά της γέννησης στα χρυσόψαρα. Μια μεγάλη πηγή σε λευκοτρίνες στα θηλαστικά είναι ο ιστός του πνεύμονα , όπου μερικές από αυτές τις ενώσεις είναι ισχυρά βρογχοσυσπαστικοί.

Η ικανότητα του βραγχιακού ιστού να συνθέσει λευκοτρίνες και τα σχετικά υδροξυλιώμενα παράγωγα των PUFA υποβάλλει το γεγονός ότι

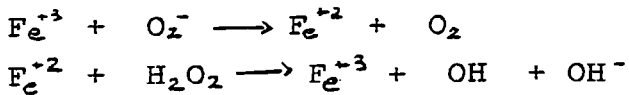
αυτά παίζουν επίσης κάποιο ρόλο στην ρύθμιση της αναπνευστικής λειτουργίας των βραγχίων των ψαριών. Η LTB_4 εμπλέκεται στην συσσώρευση των λευκών αιμοσφαιρίων σε τραυματισμένο ιστό στα θηλαστικά (PIPER 1983). Ερεθισμένα ουδετερόφιλα απομονώνονται από τον ορό της γλώσσας, που παράγει ουσίες, πιθανώς LTB_4 οι οποίες προκαλούν μετανάστευση των λευκοκυττάρων (TUCKER και NASH ανέκδοτα στοιχεία) αποδεικνύοντας ξανά έναν ρόλο των λευκοτρινών στα ψάρια όμοιο με αυτό των θηλαστικών.

6.6 ΑΥΤΟΞΕΙΔΩΣΗ

Τα PUFA, τα οποία συμβολίζουν τα λίπη των ψαριών, είναι κατά πολύ ευπαθή στην οξειδωση, κάτι που αποδεικνύεται και από την τάγχιση των αποθηκευμένων και ελεύθερων στον αέρα ιχθυέλαιων. Αυτή η αυτοοξειδωση είναι σχετική με την θρέψη των ψαριών, για την προστασία των PUFA σε διαιτητικά έλαια και την προστασία των PUFA IN VIVO. Οξειδωτικές αλλαγές στα PUFA της βιομεμβράνης επηρεάζουν βαθείά την ρευστότητα της μεμβράνης και κατ'επέκταση την λειτουργία του κυττάρου.

6.6.1 Μηχανισμός της αυτοοξειδωσης

Ο HAUDY (1980) έχει περιγράψει τους μηχανισμούς κατά τους οποίους τα PUFA στα λίπη των ψαριών, σαν εκχυλισμένα έλαια αλλά και μέσα στους ιστούς των ψαριών, υφίστανται αυτοοξειδωση από αλυσιδωτές αντιδράσεις με ελεύθερες ρίζες. Οι ελεύθερες ρίζες εμφανίζονται μέσα στα κύτταρα από φυσικό μεταβολισμό και είναι συνήθως μεταβολίτες του οξυγόνου. Για παράδειγμα στην μιτοχονδριακή αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίου, λαμβάνουν χώρα και το HO_2^{\cdot} $^{\cdot}OH$ και H_2O_2 . Το υπεροξειδίο του υδρογόνου παράγεται επίσης στις υπεροξειδοσωματικές οξειδάσες και είναι μια ενδεχόμενη πηγή της υδροξυλικής ρίζας $^{\cdot}OH$. Η υπεροξειδική ρίζα $^{\cdot}O_2$ δημιουργείται μέσα στο διαλυτό κυτταρόπλασμα από μερικές οξειδάσες και, αν και δεν είναι μια αντιδραστική ρίζα από μόνη της μετατρέπεται στην πιο αντιδραστική $^{\cdot}OH$ από την αντίδραση της κατάλυσης του σιδήρου.



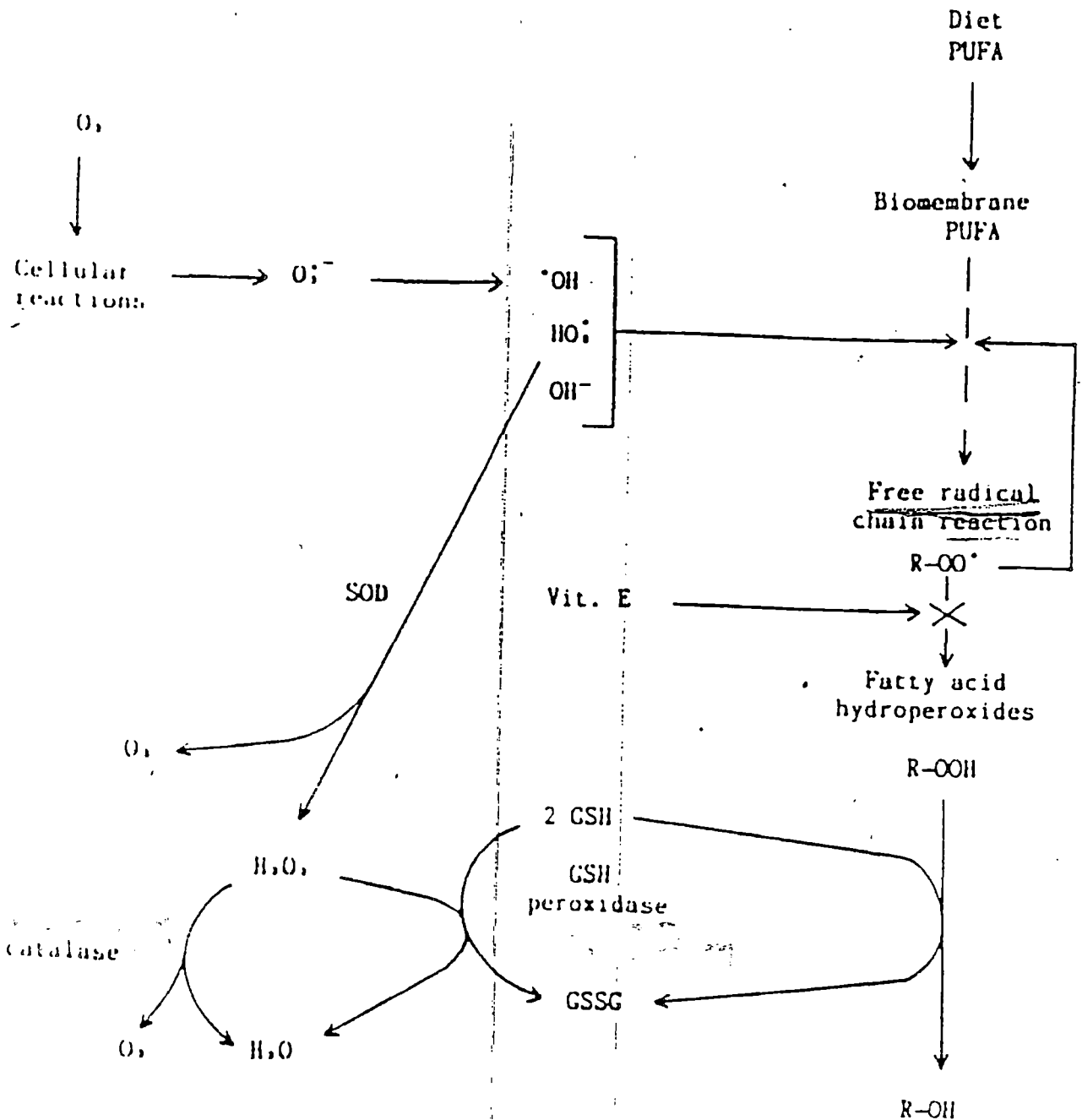
Η OH είναι επαρκές αντιδραστήριο για να αποσπάσει ένα άτομο υδρογόνου από μια από τις ομάδες μεθυλενίου στα PUFA, αφήνοντας μια ρίζα άνθρακα από τα λιπαρά οξέα η οποία αναδιασχευάζεται για να σχηματίσει ένα συζευγμένο διένιο. Αυτό το διένιο αντιδρά πολύ εύκολα με το οξυγόνο για να σχηματίσει μια ρίζα υπεροξειδίου R-OO, η οποία είναι ικανή στο να αποσπάσει ένα άτομο υδρογόνου από ένα δεύτερο PUFA για να αποδώσει έτσι ένα λίπος υπεροξειδομένο και μια ρίζα C στο δεύτερο PUFA. Έτσι η αλυσιδωτή αντίδραση διαδίδεται. Μόλις αρχίσει η οξειδωση προχωράει έναν επιταχυνόμενο ρυθμό, οφειλόμενος εις την εισαγωγή νέων ριζών από την διάσπαση των υδρουπεροξειδιακών λιπών σε αλκοοξικές και υδροξυλιακές ρίζες, και περιορίζεται μόνο από την διαθεσιμότητα των αντιδραστηρίων. Οι αλκοοξικές ρίζες μπορούν να μετατραπούν σε άλλα δευτερεύοντα προϊόντα όπως αλδεΐδες, κετόνες και αλκοόλες τα οποία μπορεί να είναι βλαβερά για το κύτταρο (σχήμα 6.1). Τερματισμός της αλυσιδωτής αντίδρασης συμβαίνει όταν δύο ρίζες αλληλεπιδρούν για να σχηματίσουν ένα μη ριζοειδές προϊόν ή όταν ένα άτομο υδρογόνου δίνεται από μια αντιοξειδωτική ένωση στη ρίζα του υπεροξειδίου.

6.6.2 Προστατευτικοί μηχανισμοί

Για να προστατεύσουν τα PUFA από την αυτοοξειδωση, τα ζώα έχουν αναπτύξει μερικούς μηχανισμούς για την απομάκρυνση των ριζών μέσα από τα κύτταρα.

Βιταμίνη E : Η αντίστροφη σχέση μεταξύ του βαθμού της υπεροξειδωσης των λιπών και του επιπέδου της βιταμίνης E (α-τοκοφερόλης) στα ζώα, είναι γνωστή (BIERI και ANDERSON 1960) σαν η απευθείας σχέση μεταξύ του επιπέδου των ακόρεστων λιπών στη δίαιτα και των απαιτήσεων σε βιταμίνη E της πέστροφας (WATANABE ET AL 1981).

Σαν υδρόφοβη, η βιταμίνη E συγκεντρώνεται στις βιομεμβράνες και προστατεύει τα PUFA δίνοντάς τους ένα άτομο υδρογόνου στις υπεροξειδιακές ρίζες των λιπών. Στη συνέχεια σχηματίζεται μια ρίζα βιταμίνης E η οποία σταθεροποιείται από τον συσταλτικό αρωματικό δακτύλιο και τα οποία είναι ανεπαρκώς αντιδραστήρια για να αποσπάσουν



Σχηματική αναπαράσταση του ελέγχου της αυτοξειδωσης των πολυακόρεστων λιπαρών οξέων (PUFA).

SOD: υπεροξειδική διασφαιζίνη Vit E: βιταμίνη E.

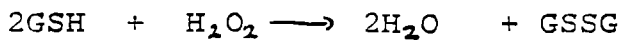
GSH peroxidase: εξαρτάται από κυτταρικό υπεροξειδάση

ΣΧΗΜΑ 6.1

άτομα υδρογόνου από τα PUFA . Έτσι , η βιταμίνη Ε είναι ένας παράγοντας τερματισμού της υπεροξειδωσής των λιπών όπου επίσης καταναλίσκεται και σ'αυτή την διαδικασία. Οι COWEY ET AL (1984) έχουν προτείνει ότι οι απαιτήσεις των ψαριών για βιταμίνη Ε αυξάνει όταν μειώνεται η θερμοκρασία του νερού , απεικονίζοντας έτσι τα υψηλότερα επίπεδα των PUFA των μεμβρανών στις χαμηλές θερμοκρασίες.

Καταλάση και υπεροξειδάση : Το υπεροξειδίο του υδρογόνου (H_2O_2) είναι μια ενδεχόμενη πηγή των υδροξυλιακών ριζών έτσι ώστε η απομάκρυνσή του εμποδίζει την αυτοξειδωση των λιπών. Αν και η καταλάση που βρίσκεται στα υπεροξειδοσώματα μπορεί να καταστρέψει το H_2O_2 που γεννιέται από τις οξειδάσες μέσα σ'αυτό το οργανίδιο , αυτό έχει υψηλή ταχύτητα αντίδρασης KM για H_2O_2 και δεν μπορεί να καθορίσει τα χαμηλά επίπεδα υπεροξειδίων που δημιουργούνται οπουδήποτε αλλού μέσα στο κύτταρο.

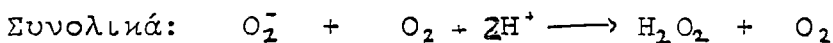
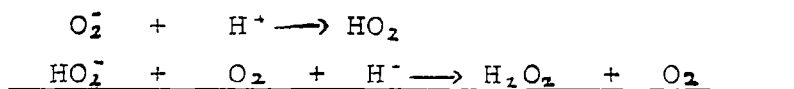
Η γλουταθειονική (GSH) υπεροξειδάση είναι ένα ένζυμο που περιέχει σελήνιο και έχει ένα χαμηλό KM για H_2O_2 το οποίο αποικοδομεί διαμέσου της αντίδρασης



Επιπροσθέτως , το ένζυμο ενεργεί πάνω στα υπεροξειδία του λινολεϊκού οξέως και του λινολενικού οξέως καθώς και σε μερικά υπεροξειδιακά στεροειδή (HALLIWELL και GUTTERIDGE 1985). Η γλουταθειονική υπεροξειδάση που καθαρίζεται από το συκώτι της πέστροφας μοιάζει με αυτή των θηλαστικών σε ότι αφορά το μοριακό της βάρος και την KM αξία H_2O_2 (BELL ET AL 1984).

Η διαιτητική λήψη βιταμίνης Ε από το ζώο δεν επηρεάζει την δραστηριότητα της γλουταθειονικής υπεροξειδάσης (BELL ET AL 1985).

Υπεροξειδιακή δισματάση : Η υπεροξειδιακή δισματάση χαμηλώνει τα κυτταρικά επίπεδα του O_2^- διαμέσου της παρακάτω οδού , εμπλέκοντας υπεροξειδιακές ρίζες ως μεσάζοντες.



Η δραστηριότητα της υπεροξειδιακής δισματάσης έχει καταγραφεί στο συκώτι , στον εγκέφαλο και τον αμφιβληστροειδή της πέστροφας (DESROCHERS και HOFFERT 1983). Ίσως να προσφέρει περισσότερη προστασία κατά της κυτταρικής καταστροφής που προκαλείται από τις ελεύθερες ρίζες οξυγόνου , απότι η καταλάση στα ψάρια της Αρκτικής που ζουν σε νερά χαμηλών θερμοκρασιών αλλά υψηλής περιεκτικότητας

σε O_2 (WITAS ET AL 1984).

Η υπεροξειδωτική δισμουτάση υπάρχει και στα μιτοχόνδρια και στο διαλυτό κυτταρόπλασμα των κυττάρων. Τα ένζυμα των μιτοχονδρίων περιέχουν μαγνήσιο, ενώ αντιθέτως τα ένζυμα του διαλυτού κυτταροπλάσματος περιέχουν χαλκό και ψευδράργυρο. Η ανάμειξη αυτών των στοιχείων στην υπεροξειδωτική δισμουτάση έχει περιγραφεί από μια μεγάλη γκάμα δραστηριοτήτων των ενζύμων στους ιστούς της πέστροφας που είναι σχετικές με τα διαιτητικά επίπεδα αυτών των μετάλλων και ιδιαίτερα του μαγνησίου.

7. ΕΜΒΡΥΟΓΕΝΝΕΣΗ ΚΑΙ ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΣΤΑ ΠΡΩΤΑ ΣΤΑΔΙΑ

7.1 ΑΥΓΑ (EGGS)

7.1.1 Περιεχόμενο λίπους και κατηγορία σύνθεσης

Σε μελέτες που κάλυψαν 13 είδη θαλάσσιου και γλυκού νερού ψαριών το συνολικό περιεχόμενο λίπους (% υγρού βάρους) των ώριμων ψαριών διακυμάνθηκε από 1,5 έως 15% (ΚΑΙΤΟΡ - ΑΝΤΑ και ACKMAN 1981 , TOCHER και SARGENT 1985). Τα ψάρια με αυγά που περιείχαν έως 4% λίπος περίπου , περιλαμβάνουν τα ρέγγα της Βαλτικής (SHATUNARSKY 1970 , ΚΑΥΤΑΡΑΝΤΑ και ACKMAN 1981) , τσιρόνι , πέρνια (ΚΑΙΤΑΡΑΝΤΑ και ACKMAN 1981) , RED DRUM (VETTER ET AL 1983) , μπακαλιάρο , WHITTING COD , ρέγγα του Ατλαντικού και SAITHE (TOCHER και SARGENT 1984) Περιεχόμενο λίπους μεγαλύτερο από 7% βρέθηκε στο EELPOUT (PEKKARINEN 1980) WHITE FISH (ΚΑΙΤΑΡΑΝΤΑ 1980) καλιάνι (ΚΑΙΤΑΡΑΝΤΑ και ACKMAN 1981) SAND EEL και CAPELIN (TOCHER και SARGENT 1984) .

Αυγά με υψηλό περιεχόμενο λίπους , όπως της πέστροφας του SAND EEL και CAPELIN , συνήθως έχουν ευδιάκριτα χωριστά λιπαρά σφαιρίδια (RUSELL 1976). Τα αυγά του STRIPED BASS , για παράδειγμα , έχουν ένα μόνο λιπαρό σφαιρίδιο το οποίο αποτελεί τουλάχιστον το 55% από το ολικό βάρος του ψαριού (ELDRIDGE ET AL 1983). Τα πολικά λίπη (κυρίως τα φωσφολιπίδια) αποτελούν το 60 έως το 86% του ολικού λίπους στα αυγά των ψαριών με χαμηλό περιεχόμενο λίπους, όπως ρέγγα της Βαλτικής , ROACH , COD , ρέγγα της Ατλαντικού , μπακαλιάρο , WHITTING , SAITHE και μερικά είδη ψαριών γλυκού νερού. Υψηλότερα επίπεδα σε ουδέτερα λίπη (πάνω από 50%) ιδιαίτερα σε τριγλυκερίδια, υπάρχουν σε είδη με υψηλό περιεχόμενο λίπους στο αυγό , για παράδειγμα , WHITE FISH , RAINBOW TROUT (ΚΑΙΤΑΡΑΝΤΑ 1986), CAPELIN και SAND EEL (TOCHER και SARGENT 1984b).

Εστέρες κηρών και μη εστερό εστέρες μπορούν να αποτελούν το πάνω από 80% του λίπους των αυγών στην πέρνια και τον μπακαλιάρο (ΚΑΙΤΑΡΑΝΤΑ και ACKMAN 1981). Οι εστέρες κήρων είναι η υπερισχύουσα κατηγορία λιπών στα αυγά του κέφαλου (LYENGAR και SCHLENK 1967), GO-URAMI (SAND και SCHLENK 1969) και RED DRUM (VETTER ET AL 1983). Γενικώς , υψηλότερο περιεχόμενο λίπους στα αυγά , επιταχύνεται αυξάνοντας το ποσό των ουδέτερων λιπών ή σαν τριγλυκερίδια ή σαν εστερο εστέρες κήρων , αποθηκεύοντάς τα έτσι με την μορφή ευδιάκριτων λιπαρών σταγονιδίων.

Λιγότερες πληροφορίες είναι διαθέσιμες για την σύνθεση της τάξης των φωσφολιπιδίων στα αυγά των ψαριών, αν και σε επτά είδη θαλασσινών ψαριών περιλαμβάνοντας τα γαδοειδή, ρέγγα, SEND EEL και CAPELIN, η φωσφατιδυλοχολίνη ήταν το μείζον φωσφολιπίδιο ακολουθούμενο από την φωσφατιδυλοαιθανολαμίνη με μικρότερα ποσά φωσφατιδυλινοσιτόλης, φωσφατιδυλοσερίνης και σφιγγομυελίνη (TOCHER και SARGENT 1986b). Μια παρόμοια κατάσταση συμβαίνει και για τα αυγά του βακαλάου. Η φωσφατιδυλοχολίνη διακυμάνθηκε από 69 έως 82% των συνολικών φωσφολιπιδίων στα αυγά μερικών ψαριών του γλυκού νερού (LIZENKO ET AL 1983).

Δεν υπάρχει προφανής σύνδεσμος μεταξύ του περιεχομένου του λίπους των αυγών και της άνωσης αλλά το ποσό του λίπους του αυγού συσχετίζεται με το χρονικό διάστημα μεταξύ γονιμοποίησης και εκκόλαψης (KAITARANTA και ACKMAN 1981, TOCHER και SARGENT 1984b). Τα λίπη αξιοποιούνται σαν ενεργειακές πηγές καθ'ολη την διάρκεια της εμβρυογένεσης στα ψάρια και ιδιαίτερα στα προχωρημένα στάδια της ανάπτυξης πριν από την εκκόλαψη (TERNER 1979, BOULEKBACHE 1981, VETTER ET AL 1983, TOCHER ET AL 1985a). Η συνολική σύνθεση της κλάσης των λιπών διαφυλλάσσεται σχετικώς ανάμεσα στα είδη, όπως αποδεικνύεται από την στενή ομοιότητα στις αναλύσεις αυγών της COD σε δύο μελέτες γεωγραφικώς και θερμοκρασιακώς χωριστές (KAITARANTA και ACKMAN 1981, TOCHER και SARGENT 1984b). Εντούτις οι πατρικές δίαιτες επηρεάζουν την σύνθεση των λιπών στα αυγά των ψαριών σε κάποιο σημείο (SHATUNARSKIY 1970, LITAIKO ET AL 1979).

7.1.2 Σύνθεση των λιπαρών οξέων

Τα λιπαρά οξέα των συνολικών λιπών των αυγών για τα περισσότερα ψάρια είναι πλουσιότερα σε ω3 PUFA απ'οτι τα πατριά έλαια του σώματος. Τα PUFA στα αυγά είναι κυρίως το 20:5ω3 και 22:6ω3 σε μια αναλογία περίπου 1:2. Αυτό συμβαίνει στα αυγά των ψαριών του γλυκού και θαλασσινού νερού, αν και τα αυγά των ψαριών του γλυκού νερού έχουν χαμηλότερη ποσότητα σε ω3 PUFA και υψηλότερη σε ω6 PUFA, ειδικά σε 18:2ω6 και 20:4ω6. Άλλα μεγάλα λιπαρά οξέα που βρίσκονται γενικώς στα αυγά των ψαριών περιλαμβάνουν 16:0, 16:1, 18:0, 18:3ω3, 20:1 και 22:5ω3. Είναι αξιοσημείωτο ότι το 22:1ω11, το οποίο είναι άφθονο στα έλαια του σώματος των ζωοπλαγίτονοφάγων ψα-

ριών όπως το CAPELIN , δεν κυριαρχεί στα ολικά λίπη στα αυγά αυτών των ειδών .

Τα φωσφολιπίδια των αυγών των ψαριών έχουν υψηλό επίπεδο σε PUFA απ'ότι τα ουδέτερα λίπη είτε αυτά είναι κυρίως τριγλυκερίδια ή εστέρες κήρων. Τα φωσφολιπίδια επίσης περιέχουν σχετικά περισσότερα κορεσμένα λιπαρά οξέα και λιγότερα μονοακόρεστα , απ'ότι περιέχουν τα ουδέτερα λίπη (ΚΑΙΤΑΡΑΝΤΑ 1980 , TOCHER και SARGENT 1985) Ωστόσο , η φωσφατιδυλινοσιτόλη των αυγών όλων των θαλασσινών ψαριών που μελετήθηκαν τόσο πολύ , είναι πλούσια σε 18:0 και 20:4ω6 , μια κατάσταση παρόμοια με αυτή των φωσφολιπιδίων των χερσαίων θηλαστικών γενικώς. Έχει θεωρηθεί λοιπόν , ως δεδομένο (TOCHER και SARGENT 1984b) ότι αυτό αντανακλά ένα ειδικό μεταβολικό ρόλο της φωσφατιδυλινοσιτόλης στα φαινόμενα των μεμβρανών που αναμιγνύονται στη γονιμοποίηση και στην επακολουθείσα εμβρυογένεση.

7.2 Μεταβολισμός των λιπών κατά την διάρκεια της εμβρυϊκής και πρώτων σταδίων ανάπτυξη

Ο SUYAMA και OGINO (1958) απέδειξαν ότι το περιεχόμενο του λίπους των αυγών της πέστροφας μειώθηκε σε 50% κατά την διάρκεια της ανάπτυξης. Η σειρά της αξιοποίησης των διαφορετικών υποστρωμάτων για την παραγωγή ενέργειας κατά την διάρκεια της ανάπτυξης των τελεοστέων ψαριών θεωρήθηκε ότι είναι οι υδατάνθρακες , ακολουθούν έπειτα οι πρωτεΐνες και στη συνέχεια τα λίπη (DEUCHAN 1965). Αυτός ο συνδιασμός τροποποιήθηκε ελαφρώς σε έναν άλλο συνδιασμό αυξανόμενης αξιοποίησης των λιπών καθώς η διαδικασία της ανάπτυξης προχωράει (BLAYTER 1969) αλλά απορρήφθηκε για την πέστροφα από τον TERNER (1979) αφού μελέτησε την ικανότητα ποικίλων εξωτερικά πρόσθετων υποστρωμάτων να διεργείρουν την αναπνοή στα αναπτυσσόμενα αυγά.

Ο BOULEKBACHE σε μελέτη που έκανε στην πέστροφα και στο ROACH, συμπέρανε ότι το γλυκογόνο και τα λίπη ήταν οι μεγαλύτερες αποθήκες ενέργειας και ότι τα λίπη αξιοποιούνται πάντα καθ'όλη την περίοδο της εμβρυογένεσης και ιδιαίτερα στα τελευταία στάδια. Εντούτις , μελέτες σε καθυστερημένη εγκύλαψη λόγω θερμοκρασίας , δύο είδη κορεγονοειδών γλυκού νερού υπέδειξαν ότι οι πρωτεΐνες ήταν η κύρια πηγή ενέργειας κατά την διάρκεια αυτής της περιόδου με τα λίπη έτσι να χρησιμοποιούνται μόνο στα τελευταία στάδια (DADROWSKI και LUCRY-

NSKI 1984). Μια παρόμοια κατάσταση συμβαίνει με το ψάρι NOTHOBRANCHIUS GUENTHERI στο οποίο τα αυγά στο στάδιο της εμβρυογέννεσης αξιοποίησαν τις σταγόνες λίπους σαν μια επείγουσα πηγή ενέργειας στην περίπτωση μόνο που η εκκόλαψη ήταν καθυστερημένη (BRIND ET AL 1982).

Τα αυγά όμως του λαβρακιού έλαβαν περίπου το 45 και 40% των ενεργειακών τους αναγκών από τις ελαιώδεις σφαίρες πριν της εκκόλαψης και από την εκκόλαψη στην πρώτη τροφή αντίστοιχα (ELDRIDGE ET AL 1982). Σαφώς υπάρχουν μεγάλες διαφορές στην αξιοποίηση των λιπών κατά την διάρκεια της εμβρυογέννεσης μεταξύ των διαφόρων ειδών ψαριών του γλυκού νερού.

Μια παρομοίως ποικίλη κατάσταση υπάρχει στα ψάρια του θαλασσινού νερού. Στο FLOUNDER και στην τσιπούρα τα λίπη αξιοποιήθηκαν κύριως μετά την εκκόλαψη, με τις πρωτεΐνες και τους υδατάνθρακες να αξιοποιούνται πριν την εκκόλαψη (CETTA και CAPUZZO 1982, KIMATA 1983). Τα λίπη εξάλλου ήταν η πιο σημαντική πηγή ενέργειας κατά την διάρκεια της γρήγορης ανάπτυξης των αυγών του RED DRUM (VETTER ET AL 1983). Στη ρέγγα του Ατλαντικού τα λίπη αξιοποιούνται κατά την διάρκεια της εμβρυογέννεσης και επίσης σε ένα μεγαλύτερο βαθμό κατά την διάρκεια της πρώτης προνυμφικής ανάπτυξης.

Τα ουδέτερα λίπη, περιλαμβάνοντας εστέρες κήρων, ήταν τα κύρια λίπη που χρησιμοποιήθηκαν κατά την διάρκεια της ανάπτυξης του STIPED BASS (SHATUNARSKIY 1877) RED BRUM (VETTER ET AL 1983) και τσιπούρα (KIMATA 1983α). Αντιθέτως, τα πολικά λίπη και ιδιαίτερα η φωσφατιδυλοχολίνη αξιοποιήθηκαν κυρίως κατά την διάρκεια της εμβρυϊκής και της πρώτης εμβρυϊκής ανάπτυξης της ρέγγας του Ατλαντικού και τα τριγλυκερίδια αξιοποιήθηκαν ουσιαστικά μόνο μετά την απορρόφηση του λειπιθικού σάνικου από τις πεινασμένες προνύμφες (TOCHER ET AL 1985).

Στο WHITEFISH τα τριγλυκερίδια μειώθηκαν αμέσως μετά την γονιμοποίηση, αλλά στην συνέχεια τα φωσφολιπίδια μειώθηκαν ελαφρώς και η φωσφατιδυλοχολίνη μειώθηκε από 76 σε 61% των ολικών φωσφολιπιδίων με την εκκόλαψη (NEFODA ET AL 1983). Τα φωσφολιπίδια χρησιμοποιήθηκαν επίσης, μερικώς για ενέργεια, κατά την διάρκεια της κυτταρικής διαίρεσης και της οργανογέννεσης στον χορτοφάγο κυπρίνο (KIM 1979). Παρόλα αυτά τα σημαντικά φωσφολιπίδια δεν ποικίλουν κατά την διάρκεια της προνυμφικής ανάπτυξης όπως έχει παρατηρηθεί επίσης για την γαρίδα (PEUAEU JAPONICUS) (TESHIMA και KANAZAWA 1982).

Έτσι η ακριβής μορφή των λιπών που χρησιμοποιούνται κατά την εμβρυϊκή και αρχική προνυμφιακή ανάπτυξη μπορεί να διαφέρει μεταξύ των ειδών. Προφανώς ένα ουσιαστικό μερίδιο από φωσφολιπίδια και χοληστερόλη διαιρείται στο σχηματισμό του αναπτυσσόμενου προνυμφιακού σώματος (KIM 1979 , TOCHER ET AL 1985α) και έτσι τα φωσφολιπίδια μπορεί να είναι μια σημαντική πηγή ενέργειας μόνο στα αυγά που είναι πλούσια σε αυτά (φωσφολιπίδια).

Μια συνέπεια της εκμετάλλευσης των φωσφολιπιδίων σαν πηγή ενέργειας είναι η απώλεια των θρεπτικά σημαντικών PUFA που συγκεντρώνονται σ' αυτά τα λίπη. Στην ρέγγα Ατλαντικού , μετά από μια αρχική μείωση , το περιεχόμενο των PUFA στα ουδέτερα λίπη αυξήθηκε καθ' όλη την εμβρυϊκή και αρχική προνυμφιακή ανάπτυξη (TOCHER ET AL 1985β). Αυτό αποδόθηκε σε μια εκλεκτική συγκέντρωση των PUFA , που ελευθερώθηκαν από την υδρόλυση της φωσφατιδυλοχολίνης στα αποθέματα ουδέτερων λιπών κατά την δαπάνη μονοαιόρεστων οξέων.

Μια παρόμοια κατάσταση συμβαίνει στην γαρίδα (PENAEUS JAPONICUS) (TESHIMA και KANAZAWA 1982). Αντίθετα ο KIMATA (1983β) βρήκε ότι το 22:6ω3 μειώθηκε και στα ουδέτερα και στα πολικά λίπη σε υψηλότερο βαθμό από ότι τα μεγάλα κορεσμένα και μονοαιόρεστα λιπαρά οξέα κατά την διάρκεια της ανάπτυξης έως την εκκόλαψη στην τσιπούρα.

Εντούτοις μετά την εκκόλαψη το 16:0 φαινόταν να αξιοποιείται προνομιακά. Γενικότερα , το έντυπο υλικό υποδεικνύει σημαντικές διαφορές στον μεταβολισμό των λιπών κατά την εμβρυϊκή και αρχική προνυμφιακή ανάπτυξη στα διάφορα είδη που μελετήθηκαν.

Αυτές οι διαφορές περιλαμβάνουν τον βαθμό και τον συγχρονισμό της εκμετάλλευσης των λιπών σαν πηγή ενέργειας , τις κατηγορίες των λιπών που αναμιγνύονται , και ακόμα τον ρόλο ειδικών συστατικών λιπαρών οξέων. Δεν υπάρχουν σαφείς γενικές διαφορές μεταξύ ψαριών γλυκού και θαλασσινού νερού. Μάλλον οι περισσότερες από τις παραλλαγές που παρατηρήθηκαν είναι πιθανόν ανταναικλάσεις των διαφορών στους κύκλους ζωής και της φυσιολογίας των ξεχωριστών ειδών.

7.3 ΔΙΑΙΤΕΣ ΠΡΟΝΥΜΦΩΝ

7.3.1 Ανάγκες σε λίπη και λιπαρά οξέα

Η πλειοψηφία των μελετών τόσο εκτεταμένα στις ανάγκες των ψα-

ριών σε EFA έχουν εκτελεσθεί σε νεαρά ψάρια και όχι σε προσφάτως ανερχόμενες προνύμφες (WATANABE 1982). Αυτό ισχύει ιδιαίτερα για τα θαλασσινά ψάρια όπου υπάρχουν μεγάλα τεχνικά προβλήματα στο να παρουσιαστούν τεχνητές καθορισμένες δίαιτες στις πολύ μικρές προνύμφες. Γι' αυτό είναι πιθανό ότι οι ανάγκες σε λίπη και ιδιαίτερα σε EFA των μικρών προνυμφών δεν έχουν εκτιμηθεί εντελώς.

7.3.2 Δίαιτες (DIETS)

Στα εκτρεφόμενα ψάρια του γλυκού νερού όπως η πέστροφα και ο σολομός, οι νέες εκκολαπτόμενες προνύμφες είναι αρκετά μεγάλες για να δεχθούν δίαιτες σε δίσκια λεπτά αλεσμένα. Η σύσταση σε λίπος και λιπαρά οξέα των διαιτών αυτών μπορεί να ελεγχθεί ακριβώς για να εξασφαλίσει την υψηλότερη ανάπτυξη και επιβίωση των προνυμφών (WATANABE 1982). Οι αναδυόμενες προνύμφες του θαλασσινού νερού είναι γενικά πιο μικρές (RUSSELL 1976) και δεν δέχονται εύκολα τις δίαιτες σε λεπτά δίσκια που είναι ευρέως διαθέσιμα σήμερα. Αυτό μπορεί να οφείλεται στα μόρια που παρουσιάζονται να έχουν ένα ακατάλληλο φάσμα μεγέθους ή στην ομαδοποίηση ή και εγκατάστασή τους πριν την κατανάλωση. Μεγάλα προβλήματα ίσως να προέρχονται από την προτίμηση της προνύμφης να κυνηγήσει και να καταπιεί την κινούμενη λεία ή από την ανάγκη συγκεκριμένου γευστικού ερεθίσματος για να φάει το κυνηγημένο θύραμα. Για όλους αυτούς τους λόγους οι θαλάσσιες προνύμφες ανατρέφονται με ζωντανές τροφές εως όταν γίνουν αρκετά μεγάλες για να συντηρούνται με τεχνητές τροφές σε PELLETS.

Μερικοί τύποι ζωντανών τροφών διαφόρων μεγεθών χρησιμοποιούνται με την συγκεκριμένη χρήση τους να εξαρτάται από το μέγεθος της προνύμφης κατά την ανάδυση και κατά την διάρκεια της επακολουθείσας αναπτυξιακής περιόδου. Οι πιο γνωστές τροφές για την καλλιέργεια των προνυμφών είναι τα τροχόζωα (BRACHIONUS) και το βραχιονόποδο ARTEMIA, η τελευταία μπορεί να δωθεί ως τροφή ή με την μορφή ναυπλίου ή σε πιο ώριμα στάδια καθώς η ανάπτυξη της προνύμφης προχωράει.

Η φυσική τροφή των τροχοζώων και της ARTEMIA είναι φυτοπλαγκτόν και είναι γνωστή πρακτική να ανατρέφονται τα τροχόζωα ή η ARTEMIA με μονοκύτταρους οργανισμούς όπως CHLORELLA ή NANOCHLORIS ή αϊόμα και μαγιά.

Οι WATANABE ET AL (1978α) απέδειξαν ότι δύο τύποι (ARTEMIA

SALINA) θα μπορούσαν να ταξινομηθούν σύμφωνα με την σύνθεση των λιπαρών οξέων. Ο ένας τύπος είχε υψηλά επίπεδα σε 18:3ω3, τα EFA για τα ψάρια του γλυκού νερού, και ο άλλος τύπος είχε υψηλά επίπεδα σε 20:5ω3 και 22:6ω3 που είναι EFA για τα ψάρια του θαλασσινού νερού.

Οι ναύπλιοι του τελευταίου τύπου αποτελούσαν κατάλληλη τροφή για τα πολύ νεαρά ψάρια της RED SEA BREEM, ενώ η σύσταση των λιπαρών οξέων του πρώτου τύπου έδειξαν το αντίθετο (WATANABE ET AL 1978). Εντούτοις, το περιεχόμενο σε ω3 PUFA και η διαιτητική αξία των ναυπλίων και των δύο τύπων της ARTEMIA θα μπορούσαν να βελτιωθούν με το να καλλιεργηθούν σε θαλάσσια CHLORELLA (MINUTISSIMA) πλούσια σε ω3 PUFA (WATANABE ET AL 1978α). Παρομοίως, τα τροχόζωα (BRACHIONUS PLICATILIS) που καλλιεργήθηκαν σε θαλάσσια CHLORELLA, είχαν υψηλότερα επίπεδα σε ω3 PUFA από τα τροχόζωα που καλλιεργήθηκαν τόσο σε μαγιά (SACHAROMYCES CERERISIAE) που περιείχε διάφορα ποσά σε 18:2ω6 και 18:3ω3 αλλά όχι PUFA μεγάλης αλυσίδας, όσο σε CHLORELLA γλυκού νερού (CHLORELLA CREGULARIS), η οποία περιείχε υψηλά επίπεδα σε 18:2ω6 και 18:3ω3 (WATANABE ET AL 1978β). Ωστόσο, το περιεχόμενο του λίπους και των ω3 PUFA της μαγιάς θα μπορούσε να αυξηθεί περιλαμβάνοντας ιχθυέλαια ή συκώτι σουπιάς στο μέσο της καλλιέργειας (OMADA ET AL 1979).

Περαιτέρω διατροφικές μελέτες με νεαρά ψάρια RED SEA BREEM απέδειξαν ακλόνητα το περιεχόμενο των ω3 PUFA της ζωντανής τροφής σαν ο κυριώτερος παράγοντας που καθορίζει την διαιτητική τους αξία.

Υψηλές θνησιμότητες αποτέλεσα της εκτροφής με PROTITERS που καλλιεργήθηκαν σε μαγιά ή ARTEMIA με υψηλά επίπεδα σε 18:3ω3, οφείλονταν στην έλλειψη EFA ενώ κατά πολύ μειώθηκαν όταν η εκτροφή έγινε με ROTITERS που καλλιεργήθηκαν σε θαλάσσια CHLORELLA ή με ARTEMIA που μεγάλωσε σε ω3 μαγιά ή θαλάσσια CHLORELLA.

Το θαλάσσιο κωπήποδο TIGRIOPUS TAPONICA έχει υψηλό περιεχόμενο και στα δύο 20:5ω3 και 22:6ω3 τα οποία δεν επηρεάζονται πολύ από το μέσο καλλιέργειας. Η διαιτητική αξία του TIGRIOPUS διαφέρει μεταξύ των ειδών ψαριών αλλά αρκετά καλοί ρυθμοί επιβίωσης και ανάπτυξης έλαβαν χώρα σε προνύμφες του MUD DAB (LIMANDA YOKOHANAE) που εκτράφηκαν με TIGRIOPUS το οποίο είχε καλλιεργηθεί και στις δύο σε μαγιά ζαχαροπλαστικής και ω3μαγιά (TUKOSHO ET AL 1980). Το TIGRIOPUS που καλλιεργήθηκε σε ω3 μαγιά έδωσε καλύτερα αποτελέσματα, πιθανόν εξαιτίας του ελαφρώς υψηλότερου περιεχομένου σε λίπη και σε ω3 PUFA των λιπών του.

Αντιθέτως , η σύνθεση των λιπών και των λιπαρών οξέων της MOI-NA εξαρτήθηκε πολύ από το μέσο καλλιέργειας , με το λίπασμα πουλε-ρικών να καταλλάγει σε σημαντικώς υψηλό περιεχόμενο $\omega 3$ PUFA. Το κωπήποδο ACARTIA CLAUSI που συλλέχθει από την θάλασσα είχε πολύ υψηλά περιεχόμενα σε $\omega 3$ PUFA παρά τις εποχιακές διακυμάνσεις και θεωρήθηκε ως μια εξαιρετική ζωντανή τροφή για τα ψάρια (WATANABE ET AL 1978).

DAPHNIA SP μπορεί επίσης να είναι κατάλληλη ζωντανή τροφή για τα θαλασσινά ψάρια για τα σχετικά υψηλά περιεχόμενα σε $20:5\omega 3$.

Το περιεχόμενο λίπους και $\omega 3$ PUFA της ARTEMIA, των τροχόζων και MOINA, θα μπορούσε να αυξηθεί καλλιεργώντας τους οργανισμούς σε ένα σταθερό γαλάκτωμα από μαγιά ζαχαροπλαστικής ομογενοποιημένη με ιχθυέλαιο , ωμό κρόκο αυγού και νερό. Τα λίπη αφομοιώθηκαν γρήγορα από τους ζωντανούς οργανισμούς , αν και το συνολικό περιεχόμενο σε $\omega 3$ PUFA που επιτεύχθει ήταν χαμηλότερο στους ναυπλίους της ARTEMIA από ότι στα τροχόζα και στην MOINA. Οι λιποδιάλυτες βιταμίνες A , D και E παρέχονται σ' αυτήν την μέθοδο. Η μέθοδος ήταν το ίδιο αποτελεσματική με λεικιθίνη από σογιέλαιο και SODIUM CASEINATE όπως με τους ωμούς κρόκους από αυγά κότας. Αυτά τα υλικά είναι αποτελεσματικοί γαλακτοματοποιητές για φαγώσιμα έλαια.

Οι προηγούμενες μελέτες με τις ζωντανές τροφές για τις προνύμφες των ψαριών είναι σε συμφωνία με το προηγούμενο σχόλιο κατά το οποίο οι ποσοτικές ανάγκες σε $\omega 3$ PUFA των προνυμφών ίσως να μην έχουν τελείως εκτιμηθεί. Αυτό είναι αλήθεια για αυτά τα θαλάσσια είδη ψαριών τα οποία γεννούν μεγάλους αριθμούς μικρών αυγών την Άνοιξη. Αυτά τα αυγά γενικώς έχουν υψηλές συγκεντρώσεις σε $\omega 3$ PUFA και οι προνύμφες που εκκολάπτονται από αυτά , καταναλώνουν συνήθως φυτοπλαγκτόν ή μικροζωοπλαγκτόν ή και τα δύο , την περίοδο του χρόνου όπου αυτοί οι διατροφικοί οργανισμοί έχουν συγκεντρώσει σημαντικά αποθέματα ουδέτερου λίπους.

Όπως σημειώθηκε νωρίτερα , το ολικό λίπος στο φυτοπλαγκτόν και το ζωοπλαγκτόν την Άνοιξη , περίπου το 20% του ξηρού τους βάρους , είναι κυρίως φωσφολιπίδια , με άλλα λόγια το περιεχόμενο σε $\omega 3$ PUFA της φυσικής δίαιτας της προνύμφης θα είναι περίπου το 10% του ξηρού της βάρους.

Η κατάσταση που περιγράφηκε έχει συνέπειες για καθορισμένες συνθετικές δίαιτες για μικρές προνύμφες θαλασσινών ψαριών. Η συμβατική κύρια πηγή διαιτητικών $\omega 3$ PUFA , τα τριγλυκερίδια του ψαριού ,

έχει σπανίως συγκεντρώσεις σε $\omega 3$ PUFA μεγαλύτερες του 30%. Για να συγκρωτηθεί μια συνθετική δίαιτα που να περιέχει 10% από το βάρος της $\omega 3$ PUFA από θαλάσσια τριγλυκερίδια συνεπάγεται μια δίαιτα η οποία θα περιέχει τουλάχιστον 30% τριγλυκερίδια. Τέτοιου είδους, πλούσιες σε έλαια δίαιτες μπορεί να μην είναι και οι πιο κατάλληλες για τις προνύμφες των ψαριών σε ότι αφορά τόσο την γεύση ή την πέψη. Γενικά, συνεπώς, είναι περισσότερο επιθυμητή η προμήθεια $\omega 3$ PUFA σαν φωσφολιπίδια, και η μόνη κατάλληλη πηγή είναι το αυγοτάραχο του εμπορίου, το οποίο, αναγκαιώς είναι ένα ιδεώδες μείγμα όχι μόνο από $\omega 3$ PUFA αλλά και από όλα τα άλλα θρεπτικά συστατικά.

Παρά τα προηγούμενα, ολοκληρωμένες τεχνητές δίαιτες για την ανάπτυξη προνυμφών θαλάσσιων ψαριών από την πρώτη διατροφή έχουν αργήσει να αναπτυχθούν. Ο ADRON ET AL (1974) έχει μεγαλώσει επιτυχώς καλιάνι (PLEURONECTES PLATESSA) από το στάδιο του αυγού έως την μεταμόρφωση χρησιμοποιώντας αλεσμένα συνηθισμένα μόρια. Από τότε κάποια επιτυχία με τα συμβατικά μόρια έχει προέλθει με το λαβράκι (DICENTRARCHUS LABRAX) (BARNABE 1976) και το καλιάνι (SCOPHTHALMUS MAXIMUS) (BROMLEY 1978).

Τεχνικές για την μετατροπή της τροφής των προνυμφών σε μικροκάψουλες περιλαμβάνουν τον μεσοφαϊκό πολυμερισμό μικροσταγονιδίων (π.χ νάυλον-πρωτεΐνη πολυμερισμός), COACERVATION (π.χ χρησιμοποιώντας ζελατίνη-ACACIA) και επικάλυψη των μικροσταγονιδίων (π.χ με ζεΐνη). Μερικές από αυτές τις τεχνικές έχουν ερευνηθεί από τους GATESOUBE και LUGUET (1977) και ο CHOW (1980) έχει μελετήσει δίαιτες με αυγά σε μικροκάψουλες. Ο GATESOUBE ET AL (1977b) χρησιμοποίησε επικαλυμμένες κάψουλες με ζεΐνη για την ανατροφή της γλώσσας (SOLEA SOLEA) και του λαβρακίου (DICENTRARCHUS LABRAX) ενώ οι ADRON ET AL (1977) χρησιμοποίησαν μικροκάψουλες παρασκευασμένες από τον πολυμερισμό διχλωρικού οξέως - πρωτεΐνης για την ανατροφή της PLAICE (PLEURONECTES PLATESSA). Και οι δύο αυτές μελέτες απέδωσαν περιορισμένη επιτυχία. Γενικά όμως το έντυπο υλικό για την χρήση διαιτών σε μικροκάψουλες στην ανατροφή των προνυμφών δεν είναι αρκετό. Μια πρόσφατη αναφορά από τον JONES ET AL (1984) περιγράφει την δυνατότητα της χρήσης μικροκαψουλών για να βελτιωθεί η διατροφική ποιότητα της ARTEMIA σε ότι αφορά το περιεχόμενό της σε $\omega 3$ PUFA, αλλά φτάνει στο αποτέλεσμα ότι απευθείας εκτροφή των προνυμφών με δίαιτες σε μικροκάψουλες και την εξάλειψη όλων των ζωντανών τροφών έχει μερική επιτυχία. Η αποδοχή της μικροκάψουλας από τις προνύμφες

των ψαριών παραμένει ένα μείζων πρόβλημα και ο JONES ET AL (1984) θεωρεί ότι κάποιες περαιτέρω προόδοι εξαρτιούνται σε λεπτομερείς μελέτες στο ερέθισμα της γεύσης περιλαμβάνοντας και την αφομείωση , ιδιαίτερα στις προνύμφες των αρπακτικών ψαριών. Η επιτυχία που έχει επιτευχθεί στην ανατροφή προνυμφών της γαρίδας PENEAUS JAPONICUS με δίαιτες μικροκαψουλών απορρέει από τον μη επιλεκτικό τρόπο της διαιτητικής διατροφής της , η οποία δίνει την δυνατότητα στην γαρίδα την αποδοχή ενός μεγάλου φάσματος από τροφικά στοιχεία.

8. ΓΕΝΙΚΑ ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Η κύρια βιολογική σημασία των λιπών οφείλεται στο ότι χρησι-
μέυουν ως εφεδρικές ουσίες και ως δομικά συστατικά.

Τα τριγλυκερίδια και οι εστέρες είναι οι κυριότερες μορφές ου-
δέτερων λιπών που είναι διαθέσιμες στα ψάρια. Τα οξέα της χολής , το
χολικό , το χηνοδεοξυχολικό είναι βασικά στην πλειοψηφία των τελεο-
στέων ενώ στην πέψη των λιπιδίων σημαντικό ρόλο παίζουν και τα πο-
λωρικά τυφλά εξαιτίας της υψηλής δράσης της λιπάσης που λαμβάνει
χώρα. Ενζυμικά και ανατομικά τα ψάρια προσαρμόζονται στις φυσιολο-
γικές λειτουργίες τους με βάση την διατροφή τους ενώ είναι αξιοση-
μείωτη η διαφορά των λιποπρωτεϊνών των ψαριών από αυτών των θηλα-
στικών γιατί περιέχουν υψηλό επίπεδο σε ΗUFA.

Οι βιοσυνθετικοί οδοί των ψαριών είναι ποιοτικά παρόμοιοι με
αυτούς των άλλων σπονδυλωτών έχοντας τα αμινοξέα σαν την πιο σημα-
ντική πηγή άνθρακα για την βιοσύνθεση των λιπαρών οξέων. Οι κυριώ-
τερες θέσεις λιπογένεσης στα ψάρια είναι το ήπαρ και ο λιπώδης
ιστός με την δράση ενζύμων όπως της λύασης και του κυτρινικού ATP
του MALIC ενζύμου και της συνθετάσης των λιπαρών οξέων. Τα ψάρια
μπορούν να διαμορφώσουν τα διαιτητικά και ενδογενούς σύνθεσης λιπα-
ρά οξέα σε πολυακόρεστα λιπαρά οξέα της ίδιας σειράς , αλλά η έλ-
λειψη των απαραίτητων δεσατουράσεων δεν τους επιτρέπει τον σχηματισ-
μό των PUFA.

Σε περιόδους νηστείας παρατηρείται η μετακίνηση λίπους από ση-
μεία υψηλής συσσώρευσης λίπους όπως το ήπαρ και ο λιπώδης ιστός ενώ
παράλληλα αυξάνεται η συγκέντρωση λίπους στο πλάσμα. Η οξειδωση των
λιπαρών οξέων εξασφαλίζει σημαντική ενέργεια για τους ιστούς των
ψαριών.

Η αλατότητα είναι μια αιτία για δραματικές αλλαγές στην σύ-
σταση των λιπαρών οξέων των ψαριών και αυτό απεικονίζεται στο γεγο-
νός ότι τα ω6 λιπαρά οξέα βρίσκονται σε μεγαλύτερα επίπεδα στα ψά-
ρια του γλυκού νερού ενώ τα ω3 στα ψάρια του θαλασσινού. Με την
μείωση της θερμοκρασίας η σχέση ω6/ω3 μειώνεται ενώ αυξάνονται οι
απαιτήσεις σε EFA(άπαραίτητα λιπαρά οξέα). Η σύνθεση των λιπαρών
οξέων των ψαριών έχει εποχιακές διακυμάνσεις που οφείλονται στην
θερμοκρασία , την αναπαραγωγική δραστηριότητα και την αφθονία τρο-
φής. Ωστόσο , παρ'όλες αυτές τις διακυμάνσεις υπάρχει μια σταθερή
προτίμηση στην ομαδοποίηση των PUFA της σειράς ω3 στην ομάδα των
φωσφολιπιδίων.

Η λιπιδιακή σύνθεση του σώματος των ψαριών είναι η αντανάκλαση των λιπαρών οξέων της δίαιτας και αυτό αποτελεί σημαντικό παράγοντα για την βελτίωση του χρωματισμού της σάρκας, του χρωματισμού των ψαριών, στην προσαρμοστικότητα (κυρίως στην θερμοκρασία) και στις οργανοληπτικές ιδιότητες των ψαριών.

Τα φύκη του φυτοπλαγκτού που αποτελούν τους μείζοντες πρωταρχικούς παραγωγούς στα θαλάσσια οικοσυστήματα περιέχουν περίπου στο 20% του ξηρού τους βάρους λίπη, τα οποία είναι κυρίως γλυκολιπίδια και παρουσιάζονται σε θυλακώδεις φωτοσυνθετικές μεμβράνες. Το 60% των λιπαρών οξέων του ολικού λίπους του φυτοπλαγκτού είναι ω3 PUFA. Όπως λοιπόν τα ω3 PUFA του φυτοπλαγκτού διατηρούνται στα λίπη του ζωοπλαγκτού έτσι διατηρούνται και στις αποθήκες των ουδέτερων λιπών σχεδόν πάντα σαν τριγλυκερίδια, στους ζωοπλαγκτονοφάγους οργανισμούς.

Τα λίπη της δίαιτας παίζουν σημαντικό ρόλο στην παραγωγή ενέργειας στα σαριοφάγα ψάρια αφού έχουν περιορισμένη ικανότητα στην χρησιμοποίηση υδατανθράκων για το σκόπο αυτό. Η παρουσία των EFA στην τροφή των ψαριών προσδίδει μεγαλύτερη ανάπτυξη και προσαρμοστικότητα στην τροφή χωρίς παθολογικές καταστάσεις.

Κατά την νηστεία στα ψάρια θαλασσινού νερού οι ω3 σειρές λιπαρών οξέων μετατρέπονται εις βάρος άλλων ομάδων λιπαρών οξέων και αυτό γιατί είναι περισσότερο χρήσιμες σαν ουσιώδη συστατικά των βιολογικών μεμβρανών απότι σαν ενεργειακό απόθεμα. Οι συνήθειες ενδείξεις για την έλλειψη των απαραίτητων λιπαρών οξέων στα ψάρια είναι ο μικρός ρυθμός ανάπτυξης και η χαμηλή μετατρεψιμότητα της τροφής. Όμως εμφανής ήταν και η επίδραση της έλλειψης των EFA σε αρκετά σημεία του σώματος όπως το σάπισμα των πτερυγίων και σε όργανα όπως το συκώτι και τα βράγχια.

Οι βιομεμβράνες για να λειτουργήσουν σωστά πρέπει να βρίσκονται σε ρευστή κατάσταση πράγμα που καθορίζεται από την σύνθεση των λιπαρών οξέων στα φωσφολιπίδια που τις συνθέτουν. Έτσι οι υψηλότερες απαιτήσεις για τα απαραίτητα λιπαρά οξέα των ψαριών των κρύων νερών σε σχέση με τα ψάρια των θερμών νερών αποδίδεται άμεσα στο ρόλο τους στην ρύθμιση της ομοιοστασίας των βιομεμβρανών.

Υψηλότερο περιεχόμενο λίπους στα αυγά επιτυγχάνεται αυξάνοντας το ποσό των ουδέτερων λιπών ή σαν τριγλυκερίδια ή σαν εστέρες κηρών αποθηκεύοντάς τα έτσι με την μορφή ευδιάκριτων λιπαρών σταγονιδίων. Αυτό υποδηλώνει κάποια επιρροή των πατρικών διαιτών στην σύνθεση

των λιπών στα αυγά των ψαριών. Η ακριβής μορφή των λιπών που χρησιμοποιούνται κατά την εμβρυϊκή και αρχική προνυμφική ανάπτυξη μπορεί να διαφέρει μεταξύ των ειδών.

Περίληψη

Η βιολογική σημασία των λιπών οφείλεται στο ότι χρησιμεύουν τόσο ως δομικές ουσίες όσο και για την παραγωγή ενέργειας αφού τα ψάρια έχουν περιορισμένη ικανότητα στην χρησιμοποίηση των υδατανθράκων. Η παρουσία ορισμένων ομάδων λιπαρών οξέων και κυρίως των $\omega 3$ κρίνεται απαραίτητη στην διατροφή των ψαριών αφού αυτά ανταναιλώνται άμεσα στον μεταβολισμό, στην προσαρμοστικότητα και στην γενικότερη αναπτυξή τους. Η έλλειψη, αυτών των λιπαρών οξέων έχει σοβαρές επιπτώσεις στην ευρωστία των ψαριών. Το φυτοπλαγκτόν αποτελεί τον κυριότερο προμηθευτή των $\omega 3$ λιπαρών οξέων τα οποία φτάνουν στα ψάρια μέσω της τροφικής αλυσίδας.

THE BIOLOGICAL SIGNIFICANCE OF FATTY ACIDS IS DUE TO THE FACT THAT THEY ARE USED BOTH AS SUBSTANCE IN RESERVE AND FOR THE PRODUCTION OF ENERGY SINCE FISH HAVE A RESTRICTED ABILITY TO USE CARBOHYDRATES. THE PRESENCE OF SOME GROUPS OF FATTY ACIDS AND ESPECIALLY OF $\omega 3$ IN THE FOOD IS NECESSARY BECAUSE THEY ARE REFLECTED IN THE METABOLISM, IN THE ADJUSTMENT AND IN THE GROWTH OF FISH GENERALLY. THE LACK OF THESE FATTY ACIDS HAS BAD EFFECTS ON THE HEALTHY GROWTH OF FISH. PHYTOPLANKTON COMPRISE THE MAIN SUPPLIER OF $\omega 3$ FATTY ACIDS IN MARINE AND FRESHWATER ECOSYSTEMS AND THEY ARE CONSUMED BY FISH VIA THE FOOD CHAIN.

BIBΛIOΓΡΑΦΙΑ

- ABRAHAM S. , HANSEN J.M. , AND HANSEN F.N. (1984). COMP.BIOCHEM. PHYSIOL. 79B , 285-289.
- ACKMAN R.G. (1967). SARGENT J. , R.J. HENDERSON , AND D.R. TOCHER (1989). THE LIPIDS IN "FISH NUTRITION,,(J.E. HALVER). SECOND EDITION pp. 153-218. ACADEMIC PRESS.
- ACKMAN R.G. (1980). IN "ADVANCES IN FISH SCIENCE AND TECHNOLOGY ,, (J.J. CONNELL , ED.), pp.86-103. FISHING NEW BOOKS , SURREY,U.K.
- ACKMAN R.G. , AND KE P.J. (1968). SARGENT J. , R.J. HENDERSON , AND D.R. TOCHER (1989). THE LIPIDS IN "FISH NUTRITION,,(J.E. HALVER). SECOND EDITION pp.153-218. ACADEMIC PRESS.
- ADRON J.W. , BLAIR A. , AND COWEY C.B. (1974). FISH.BULL. 72 , 353-357.
- ALLIOT E. (1981). IN "NUTRITION DES POISSONS,ACTES DU COLLOQUE CNERNA,PARIS,1979,,(M. FONTAINE , ED.), pp.79-88. CENTRE NATIONAL DE LA RESEARCH SCIENTIFIQUE,PARIS.
- ASTER P.L. , AND MOON T.W. (1981). J.NURT. 111, 346-354.
- AUSTRENG E. , SKREDE A. , AND ELDEGARD A.E. (1980). AQUACULTURE 19, 93-95.
- BALDWIN J. , AND REED K.C. (1976). COMP.BIOCHEM.PHYSIOL. 54B , 527-529.
- BANDYOPADHYAY G.K. , DUTTA J. , AND CHOSH S. (1982). LIPIDS 17 , 755-758.
- BAUERMEISTER A.E.M. , AND SARGENT J.R. (1978). BIOCHEM.SOC.TRANS. 6, 222-224.
- BAUERMEISTER A.E.M. , AND SARGENT J.R. (1979α). BIOCHIM.BIOPHYS. ACTA 575, 358-364.
- BAUERMEISTER A.E.M. , AND SARGENT J.R. (1979β). TRENDS BIOCHEM.SCI. 4, 209-211.
- BELL J.G. , COWEY C.B. , AND ADRON J.W. (1985). BR.J.NYTR. 53 , 149-157.
- BERGOT P. (1981). IN "NUTRITION DES POISSONS, ACTES DU COLLOQUE CNERNA, PARIS, 1979,,(M. FONTAINE , ED.), pp.123-129. CENTRE NATIONAL DE LA RESEARCH SCIENTIFIQUE, PARIS.
- BIELL J.G. , AND ANDERSON A.A. (1960). SARGENT J. , R.J. HENDERSON, AND D.R. TOCHER (1989). THE LIPIDS IN " FISH NUTRITION,,(J.E. HALVER). SECOND EDITION pp.153-218. ACADEMIC PRESS.

- BILINSHI E. , AND GARDNER I.J. (1968). SARGENT J. , R.J. HENDERSON AND D.R. TOCHER (1989). THE LIPIDS IN "FISH NUTRITION,,(J.E. HALVER). SECOND EDITION pp.153-218. ACADEMIC PRESS.
- BILINSHI E. , AND JONAS R.E.E. (1970). J.FISH.RES.BOARD CAN. 27 , 857-864.
- BILINSHI E. , AND LAU Y.C. (1969). SARGENT J. , R.J. HENDERSON , AND D.R. TOCHER (1989). THE LIPIDS IN "FISH NUTRITION,,(J.E. HALVER). SECOND EDITION pp.153-218. ACADEMIC PRESS.
- BILINSHI E. , JONAS E.E. , AND LAU Y.C. (1971). J.FISH.RES.BOARD CAN. 28 , 1015-1018.
- BLACK D. , AND LOVE R.M. (1986). J.COMP.PHYSIOL.B.156 , 469-480.
- BLACK D. , YOUSSEF A.M. , AND SKINNER E.R. (1983 α). BIOCHEM.SOC. TRANS. 11 , 93-94.
- BLACK D., KIRHPATNCH S.A. , AND SKINNER E.R. (1983 b). BIOCHEM.SOC. TRANS. 11 , 708-709.
- BLAXTER J. H. S. (1969). SARGENT J. , R.J. HENDERSON , AND D.R. TOCHER (1989). THE LIPIDS IN "FISH NYTRITION,,(J.E. HALVER). SE-COND EDITION pp.15S-218. ACADEMIC PRESS.
- BOULEHBACHE H. (1981). AM.ZOOL. 21, 377-389.
- BREMER J. , AND NORUM K.R. (1982). J.LIPID. RES. 23, 243-256.
- BRENNER R.R. (1984). PROG.LIPID RES. 23, 69-96.
- BAND J.I. , ALANI E. , MATIAS J.R. , MARKOFKY J. , AND RIZER R.I. (1984). COMP.BIOCHEM.PHYSIOL 73B, 915-917.
- BIOCHERHOLF H., AND HOYLE R.J. (1965). SARGENT J., R.J. HENDERSON , AND D.R. TOCHER (1989). THE LIPIDS IN "FISH NUTRITION,,(J.E. HALVER). SECOND EDITION pp.153-218. ACADEMIC PRESS.
- BROMLEY P.J. (1978). PROC. WORLD SYMP. FINFISH NUTR. FISHFEED TE-CHNOL. 1, 449-453.
- BROMLEY P.J. (1980). AQUACULTURE 19, 359-369.
- BUCKEY J.T. , AND T.D.D. GROVES (1979): INFLYENCE OF FEED ON THE BODY COMPOSITION OF FINFISH , από το PROC.WORLD SYMP ON FINFISH NYTRITION AND FISHFEED TEHNOLOGY pp.336-343.
- CASTELL J.D. , SINNHUBER R.O., WALES J.H. , AND LEE D.J. (1972 α). J.NUTR. 102, 77-86.
- CASTELL J.D., SINNHUBER R.O., LEE D.J., AND WALES J.H. (1972 b). J.NUTR. 102, 87-92.
- CASTELL J.D., LEE D.J., AND SINNHUBER R.O. (1972 c). J.NUTR. 102, 93-100.

- CETTA C.M., AND CAPUZZO J.M. (1982). MAR.BIOL. 71, 327-337.
- CHRIST E.J., AND VAN DORP D.A. (1972). BIOCHIM.BIOPHYS.ACTA 270 , 537-545.
- CHRISTIMSEN J.A. (1984). PHYSIOL.ZOOL. 57, 481-492.
- COSSINS A.R., AND PROSSER C.I.(1982). BIOCHIM.BIOPHYS.ACTA 687, 303-309.
- COWEY C.B., AND SARGENT J.R. (1972). ADU.MAR.BIOL. 10, 269-273.
- COWEY C.B., OWEN J.M., ADRON J.W., AND MIDDLETON C. (1976 α). BR.J. NYTR. 36, 479-486.
- COWEY C.B., DEGENE TACON A.G.J., YOUNGSON A., AND BELL J.G. (1984). BR.J.NUTR. 51, 443-451.
- DADROWSKI K. AND LUCEYNSKI M. (1984). COMP.BIOCHEM.PHYSIOL. 79A, 329-334.
- DESROCHERS P.E. AND HOFFERT J.R. (1983). SUPEROXIDE DISMUTASE PROVIDES PROTECTION AGAINST HYPEROXIA IN THE RETINA OF THE RAINBOW TROUT.(SALMO GARDNERS). COMP.BIOCHEM.PHYSIOL. 76, 241-247.
- DEUCHAR E.M. (1965). SARGENT J., R.J. HENDERSON , AND D.R. TOCHER (1989). THE LIPIDS IN "FISH NUTRITION,(J.E. HALVER). SECOND EDITION pp.153-218. ACADEMIC PRESS.
- ELDRIDGE M.B., WHIPPLE J., AND ENG.D. (1981). IN"THE FARLY LATE HISTORY OF FISH:RECENT STUDIES,(R. LASHER AND K. SHERMAN, EDS.). VOL.178, pp.569-570. COUNAL INC.EXPLOR. MER., COPENHAGEN.
- ELDRIDGE M.B., JOSEPH J.D., TABERSHI K.M., AND SEABORN G.T. (1983). LIPIDS 18, 510-513.
- ERWIN J.A. (1973). IN"LIPIIDS AND BIOMEMBRANES OF FUHARYOTIC ORGANISMS,(J.A.ERWIN, ED.). pp.42-143. ACADEMIC PRESS, NEW YORK.
- EZEASOR D.N., AND STOKOE, W.M. (1981). J.FISH BIOL. 18, 527-544.
- FANGE R., AND GROVE D. (1979). IN" FISH PHYSIOLOGY,(W.A. HOAR, D.J. RANDALL AND J.R. BRETT, EDS.), VOL. 8, pp.161-260. ACADEMIC PRESS, NEW YORK.
- FINEAU J.B.; AND MICHELL R.H. (1981)." MEMBRANE SIRUCTURE. NEW COMPREHENSIVE BIOCHEMISTRY,, VOL. 1. ELSEVIER, AMSTERDAM.
- FREMONT L., AND LEGER C. (1981). IN" NUTRITION DES POISSONS, ACTES DU COLLOQUE CNERNA, PARIS, 1979,(M.FONTAINE, ED.), pp.263-282. CENTRE NATIONAL DE LA RESEARCH SCIENTIFIQUE, PARIS.
- FUJII M., AND YONE Y. (1976). BULL.JPN.SOC.SCI.FISH 42, 583-588.
- FUKUZAWA T., PRIVETT O.S., AND TAKAHASHI Y. (1971). LIPIDS 6, 385-393.

- GERMAN B., BRUCKNER G., AND KINSELLA J.E.(1983). PROSTAGLANDINS 6, 207-210.
- HALLIWELL B., AND GUTTERIDGE J.M.C.(1985). IN "FREE RADICALS IN BIOLOGY AND MEDICINE", (B.HALLIWELL AND J.M.C. GUTTERIDGE, EDS.), pp.139-189. CLARENDON, OXFORD.
- HANSON B.J., GUMMINS K.W., GARGIL A.S., AND LOWRY R.R.(1985). COMP. BIOCHEM.PHYSIOL: 80B, 257-276.
- HASLEWOOD G.A.D.(1978). FRONT-BIOL. 47, 1-206.
- HASLEWOOD G.A.D.(1983). IN "CHEMORECEPTION IN STUDIES OF MARINE POLLUTION", (K.B.DOEVIK, ED.), pp.24-26. REP.FORSKNINGSPROGRAM HAVFORURENS. OSLO.
- HAZEL J.R.(1979). AM.J.PHYSIOL. 236, R91-101.
- HAZEL J.R.(1985). LIPIDS 20, 516-520.
- HAZEL J.R., AND CARPENTER R.(1985). J.COMP.PHYSIOL. 150, 597-602.
- HENDERSON R.J., AND SARGENT J.R.(1981). COMP.BIOCHEM.PHYSIOL. 69C, 31-37.
- HENDERSON R.J., AND SARGENT J.R.(1984). COMP.BIOCHEM.PHYSIOL. 78B, 557-564.
- HENDERSON R.J., AND SARGENT J.R.(1985). COMP.BIOCHEM.PHYSIOL. 82B, 79-85.
- HENDERSON R.J., SARGENT J.R., AND PIRIE B.J.S.(1984b). MAR.BIOL. LETT. 5, 115-126.
- HENDERSON R.J., BELL M.V., AND SARGENT J.R.(1985). J.EXP.MAR.BIOL. ECOL. 85, 93-99.
- HIGASHI H., KANEKO T., ISHII S., AND SUGIHASHI T.(1966). SARGENT J. R.J. HENDERSON, AND D.R. TOCHER (1989). THE LIPIDS IN "FISH NUTRITION", (J.E. HALVER). SECOND EDITION pp.153-218. ACADEMIC PRESS
- HINGHCLIFFE P.D., AND RILEY J.P.(1972): THE EFFECT OF DIET ON THE COMPONENT FATTY ACID COMPOSITION OF ARTEMIA SALINA από το J.MAR. BIOL.ASS 54, pp.203-211.
- JEZIEWSKA B., HAZEL J.R., AND GERKING S.D.(1982). J.FISH BIOL. 21, 681-692.
- JONES D.A., HOLLAND D.L., AND JABBORIE S.(1984). APPL.BIOCHEM.BIO-TECH.VOL. 10, 275-288.
- KAITARANTA J.K.(1980). J.SCI.FOOD AGRIC. 31, 1303-1308.
- KAITARANTA J.K., AND ACKMAN R.G.(1981). COMP.BIOCHEM.PHYSIOL. 69B, 725-729.
- KALOGEROPOYLOS NICK, MARIA N. ALEXIS και R. JAMES HENDERSON (1992):

- EFFECTS OF DIETORY SOYBEAN ω 3 COD-LIVER OIL LEVELS ON GROWTH AND BODY COMPOSITION OF GILTHEAD BREEM (SPARUS AURATA). AGUACULTURE 104, pp.293-308.
- KANAZAWA A., TESHIMA S.I., AND ONO K. (1979). COMP.BIOCHEM.PHYSIOL. 63B, 295-298.
- KANAZAWA A., TESHIMA S.I., SAKAMOTO M. , AND AWAL M.A.(1980).BULL. JPN.SOC.SCI.FISH. 46, 1353-1356.
- KAPUR K., AND TOOR H.S.(1979). J.FISH BIOL. 14, 59-66.
- KAYAMA M., MANKURA M., AND IHEDA Y.(1979). J.BIOCHEM. 85, 1-6.
- KIM Y.D.(1979). J.ICHTHYOL. 19, 163-166.
- KIMATA M.(1983 α). J.FAC.MAR.SCI.TECHNOL.TOKYO UNIU 16; 213-223.
- KIMATA M.(1983 β). J.FAC.MAR.SCI.TECHNOL.TOKYO UNIU. 16, 225-233.
- LARSSON A., AND FANGE R.(1977). COMP.BIOCHEM.PHYSIOL. 57B, 191-196.
- LASKER R., AND THEILACKER G.H.(1962). SARGENT J., R.J. HENDERSON, AND D.R. TOCHER (1989). THE LIPIDS IN "FISH NUTRITION,(J.E.HALVER). SECOND EDITION pp.153-218. ACADEMIC PRESS.
- LE MILNAIRE C., GATESOUBE F.J., AND STEPHEN G.(1983). G.R. ACAD. SCI. PARIS 296, 917-920.
- LEGER C.(1972). ANN. BIOL. ANIM. BIOCHIM. BIOPHYS. 12, 341-345.
- LEGER C.(1981). IN "NUTRITION DES POISSONS-ACTES DU COLLOQUE CNERNA, PARIS 1979,(M.FONTAINE, ED.), pp.69-78. CENTRE NATIONAL DE LA RESEARCH SCIENTIFIQUE, PARIS.
- LEGER C., BERGOT P., FLANZY J., AND FRANCOIS A.C. (1970). C.R.ACAD. SCI.PARIS SER.D270, 2813-2816.
- LEGER C., GATESOUBE F.J., METAILLER R., LUQUET P., AND FREMONT L. (1979 β). COMP.BIOCHEM.PHYSIOL. 64B, 345-350.
- LIE O., AND LAMBERTSEN G.(1985). COMP.BIOCHEM.PHYSIOL. 80B, 447-450
- LIKIMANI T.A., AND WILSON R.P.(1982). J.NUTR. 112, 112-117.
- LIN H., ROMSOS D.R., TACK P.I., AND LEVEILLE G.A.(1977 α). J.NUTR. 107, 846-854.
- LIN H., ROMSOS D.R., TACK P.I., AND LEVEILLE G.A.(1977 β). J.NUTR. 107, 1477-1483.
- LIZENKO E.I., NEFODA Z.A., TITOVA V.F., AND STERLIGOVA O.P.(1983). SRAVN.BIOHHIM.VODN.ZHIVOTN. 28-42.
- LOVE R.M.(1980)."THE CHEMICAL BIOLOGY OF FISHES", 2ND.ED.ACADEMIC PRESS, LONDON.
- MC CARRY J.D., AND FOSTER D.W.(1980).ANNU.REV.BIOCHEM. 49, 395-420.
- MANKURA M., KAYAMA M., AND SAITO S.(1984). BULL.JPN.SOC.SCI.FISH.

- 50, 2127-2131.
- MILLER N.G.A., HILL M.W., AND SMITH M.W.(1976). BIOCHIM.BIOPHYS. ACTA 455, 644-654.
- NEFODA Z.A., LIZENKO E.I., KOSHELEVA V.V., SOROKIN V.P., AND SIDEROV V.S.(1983). SRAUN.BIOKHIM.VODN.ZHIVOTN. 43-52.
- NG T.B., AND IDLER D.R.(1983). IN "FISH PHYSIOLOGY", (W.S. HOAR, D.J. RANDALL, AND E.M. DONALDSON, EDS.), VOL. 9, pp.373-404. ACADEMIC PRESS, NEW YORK.
- NINNO R.E., DE TORRENTO M.A.A.P., CASTUMA J.C., AND BRENNER R.R. (1974). BIOCHIM.BIOPHYS.ACTA 360, 124-133.
- NOMURA T., OGATA H., AND ITO M.(1973). TOHOKU J.AGRIC.RES. 21, 138-144.
- OGATA H., NOMURA T., AND HATA M.(1978). BULL.JPN.SOC.SCI.FISH. 4, 1367-1370.
- OWEN J.M., ADRON J.A., SARGENT J.R., AND COWEY C.B.(1972). MAR. BIOL. 13, 160-166.
- OWEN J.M., ADRON J.W., MIDDLETON C., AND COWEY C.B.(1975). LIPIDS 10, 528-531.
- PATTON J.S.(1975). LIPIDS 10, 562-564.
- PATTON J.S., AND BENSON A.A.(1975). COMP.BIOCHEM.PHYSIOL. 52B, 111-116.
- PEKKARINEN M.(1980). ANN.ZOOL.FENN. 17, 249-254.
- PETERSEN I.M., AND EMMERSEN B.K.(1977). COMP.BIOCHEM.PHYSIOL. 58B, 161-171.
- PHILLIPS A.M.JR.(1972). IN "FISH NUTRITION", (J.E.HALVER, ED.), pp.1-28 ACADEMIC PRESS, NEW YORK.
- PIPER P.J.(1983). BR.MED.BULL. 39, 255-259.
- POHL P., AND ZURHEIDE S.(1979). IN "MARINE ALGAE IN PHARMACEUTICAL SCIENCE", (H.A. HOPPE, T. LEVRING, AND Y.TANAKA, EDS.), pp.473-523. DE GRUYTER, BERLIN.
- POSTON H.A., AND MC CARTNEY T.H.(1974). J.NUTR. 104, 315-322.
- RAHN C.H., SAND D.M., AND SCHLENK H.(1973). J.NUTR. 103, 1441-1447.
- RUSSELL F.S.(1976). "THE EGGS AND PLANKTONIC STAGES OF BRITISH MARINE FISH.. ACADEMIC PRESS, LONDON.
- SAND D.M., AND SCHLENK H.(1969). SARGENT J., R.J. HENDERSON, AND D.R. TOCHER (1989). THE LIPIDS IN " FISH NUTRITION", (J.E. HALVER). SECOND EDITION pp.153-218. ACADEMIC PRESS.
- SAND D.M., RAHN C.H., AND SCHLENK H.(1973). J.NUTR. 103, 600-607.

- SARGENT J.R.(1976). IN "BIOCHEMICAL BIOPHYSICAL PERSPECTIVES IN MARINE BIOLOGY,,(D.C. MALINS AND J.R. SARGENT, EDS.), VOL. 3, pp. 149-212. ACADEMIC PRESS, NEW YORK.
- SARGENT J., R.J. HENDERSON, AND D.R. TOCHER (1989). THE LIPIDS IN "FISH NUTRITION,,(J.E. HALVER). SECOND EDITION pp.153-218.ACADEMIC PRESS.
- SARGENT J.R., GATTEN R.R., AND MC INTOSH R.(1972). LIPIDS 7,240-245
- SATOH S., TAKEUCHI T., AND WATANABE T.(1984). BULL.JPN.SOC.SCI.FISH. 50, 79-84.
- SAXENA S.C., AND ZANDEE D.I.(1971). ARCH.INT.PHYSIOL.BIOCHIM. 79, 499-510.
- SCHLENK H., GELLERMAN J.L., AND SAND D.M.(1967).SARGENT J., R.J.HENDERSON, D.R. TOCHER (1989). THE LIPIDS IN "FISH NUTRITION,,(J.E. HALVER). SECOND EDITION pp.153-218. ACADEMIC PRESS.
- SCHLENK H., SAND D.M., AND GELLERMAN J.L.(1969). SARGENT J., R.J. HENDERSON, D.R. TOCHER (1989). THE LIPIDS IN " FISH NUTRITION,,(J. E. HALVER). SECOND EDITION pp.153-218. ACADEMIC PRESS.
- SCOTT D.P.(1962). SARGENT J., R.J. HENDERSON, AND D.R. TOCHER (1989). THE LIPIDS IN "FISH NUTRITION,,(J.E. HALVER). SECOND EDITION pp.153-218. ACADEMIC PRESS.
- SELLNER P.A., AND HAZEL J.R.(1982 α). J.EXP.ZOOL. 221, 159-168.
- SELLNER P.A., AND HAZEL J.R.(1982 β). ARCH.BIOCHEM.BIOPHYS. 213, 58.
- SHATUNAVSKIY I.M.(1970). J.ICHTHYOL. 10, 772-779.
- SHERIDAN M.A., AND ALLEN W.V.(1984). LIPIDS 19, 347-352.
- SINGH A.K., AND SINGH T.P.(1976). ENDOKRINOLOGIE 68, 129-136.
- SIRE M.F., AND VERNIER J.M.(1981). BIOL.CELL. 40, 47-62.
- SIRE M.F., LUTTON C., AND VERNIER J.M.(1981). J.LIPID RES. 22, 81-94.
- SMITH C.E., OSBORNE M.D., PIPER P.G., AND DWYER W.P.(1979). PROG. FISH CULT. 41, 185-188.
- SNYDER F.(1977). IN"LIPID METABOLISM IN MAMMALS,, VOL. 1,p.402, VOL. 2, p.390. PLENUM, NEW YORK.
- STACEY N.E.(1981). AM.ZOOL. 21, 305-316.
- STICKNEY R.P., AND ANDREWS J.W.(1972). J.NUTR. 102, 249-258.
- SUYAMA M., AND OGINO C.(1958). SARGENT J., R.J. HENDERSON, AND D.R. TOCHER (1989). THE LIPIDS IN " FISH NUTRITION,,(J.E. HALVER). SECOND EDITION pp.153-218. ACADEMIC PRESS.
- TAKEDA M., SHIMENO S., HOSOKAWA H., KAJIYAMA H., AND KAISYO T.

- (1975). BULL.JPN.SOC.SCI.FISH. 41, 443-447.
- TAKEUCHI T., AND WATANABE T.(1977_b). BULL.JPN.SOC.SCI.FISH. 43, 947-953.
- TAKEUCHI T., AND WATANABE T.(1977_c). BULL.JPN.SOC.SCI.FISH. 43, 541-551.
- TAKEUCHI T., AND WATANABE T.(1979). BULL.JPN.SOC.SCI.FISH. 45, 1517-1520.
- TAKEUCHI T., AND WATANABE T.(1982_a). BULL.JPN.SOC.SCI.FISH. 48, 1745-1752.
- TAKEUCHI T., AND WATANABE T.(1982_b). BULL.JPN.SOC.SCI.FISH. 48, 1306-1307.
- TAKEUCHI T., WATANABE T., AND OGINO C.(1978_a). BULL.JPN.SOC.SCI.FISH. 44, 677-681.
- TAKEUCHI T., WATANABE T., AND OGINO C.(1978_b). BULL.JPN.SOC.SCI.FISH. 44, 683-688.
- TAKEUCHI T., YOKOYAMA M., WATANABE T., AND OGINO C.(1978_c). BULL.JPN.SOC.SCI.FISH. 44, 729-732.
- TAKEUCHI T., WATANABE T., AND OGINO C.(1978_d). BULL.JPN.SOC.SCI.FISH. 44, 875-881.
- TAKEUCHI T., WATANABE T., AND OGINO C.(1979_a). BULL.JPN.SOC.SCI.FISH. 45, 1521-1526.
- TAKEUCHI T., WATANABE T., AND OGINO C.(1979_b). BULL.JPN.SOC.SCI.FISH. 45, 977-982.
- TAKEUCHI T., WATANABE T., AND NOSE T.(1979_c). BULL.JPN.SOC.SCI.FISH. 45, 1319-1323.
- TAKEUCHI T., ARAI S., WATANABE T., AND SHIMMA Y.(1980). BULL.JPN.SOC.SCI.FISH. 46, 345-353.
- TERNER C.(1979). IN "FISH PHYSIOLOGY,(W.S. HOAR, D.J. RANDALL, AND J.R. BRETT, EDS.), VOL.8, pp.261-278.ACADEMIC PRESS, NEW YORK.
- TESHIMA S.I., AND KANAZAWA A.(1982). MEM.FAC.FISH.KAGOSHIMA UNIU. 31, 205-212.
- THONGROD SUPIS , TAKEUCHI TOSHIO , SHUCH , SATOH AND TAKEUCHI , WATANABE (1990) από NIPPON SMSAN GAKKAISHI 56(8), pp.1255-1262.
- TINOCO J.(1982). PROG.LIPID RES. 21, 1-45.
- TOCHER D.R., AND SARGENT J.R.(1984_a). COMP.BIOCHEM.PHYSIOL. 77B, 561-571.
- TOCHER D.R., AND SARGENT J.R.(1984_b).LIPIDS 19, 492-499.
- TOCHER D.R., FRASER A.J., SARGENT J.R., AND GAMBLE J.C.(1985_a).

- LIPIDS 20, 84-89.
- TOCHER D.R., FRASER A.J., SARGENT J.R., AND GAMBLE J.C.(1985^b).
LIPIDS 20, 69-74.
- VAGUE J., AND FENASSE R.(1965). SARGENT J., R.J. HENDERSON, AND
D.R. TOCHER (1989). THE LIPIDS IN "FISH NUTRITION", (J.E. HAL-
VER). SECOND EDITION pp.153-218. ACADEMIC PRESS.
- VERNON R.G.(1980). BIOCHEM.SOC.TRANS. 8, 291-292.
- VETTER R.D., HODSON R.E., AND ARNOLD C.(1983). CAN.J.FISH.AQUAT.
SCI. 40, 627-634.
- WAKIL S.J., STOOPS J.K., AND JOSHI V.C.(1983). ANNU.REU.BIOCHEM.
52, 537-579.
- WALLACE R.A., AND SELMAN K.(1981). AM.ZOOL. 21, 325-343.
- WARMAN A.W., AND BOTTINO N.R.(1978). COMP.BIOCHEM.PHYSIOL. 59B,
153-161.
- WATANABE T.(1982). COMP.BIOCHEM.PHYSIOL. 73B, 3-15.
- WATANABE T., OGINO C., KOSHIISHO Y., AND MATSUNAGA T.(1974^a). BULL.
JPN.SOC.SCI.FISH. 40, 493-499.
- WATANABE T., TAKASHIMA F., AND OGINO C.(1974^b). BULL.JPN.SOC.SCI.
FISH. 40, 181-188.
- WATANABE T., KOBAYASHI I., UTSUE O., AND OGINO C.(1974^c). BULL.
JPN.SOC.SCI.FISH. 40, 387-392.
- WATANABE T., OOWA F., KITAJIMA C., AND FUJITA S.(1978^a). BULL.JPN.
SOC.SCI.FISH. 44, 1115-1121.
- WATANABE T., KITAJIMA C., ARAKAWA T., FUKUSHA K., AND FUJITA S.
(1978^b). BULL. JPN.SOC.SCI.FISH. 44, 1109-1114.
- WATANABE T., ARAKAWA T., KITAJIMA C., FUKUSHU K., AND FUJITA S.
(1978^c). BULL.JPN.SOC.SCI.FISH. 44, 1223-1227.
- WATANABE T., TAKEUCHI T., WADA M., AND UEHARA R.(1981). BULL.JPN.
SOC.SCI.FISH. 47, 1463-1471.
- WATANABE T., OHTA M., KITAJIMA C., AND FUJITA S.(1982). BULL.JPN.
SOC.SCI.FISH. 48, 1775-1782.
- WATANABE T., TAKEUCHI T., SAHTO M., AND NISHIMURA K.(1984). BULL.
JPN.SOC.SCI.FISH. 50, 1207-1215.
- WILKINS N.P.(1967). COMP.BIOCHEM.PHYSIOL. 23, 503-518.
- WILSON A.C., AND WILLIAMSON I.P.(1970). BIOCHEM.J. 117, 26-27.
- WITAS H., GABRYELAK T., AND MATKOVICS B.(1984). COMP.BIOCHEM.PHY-
SIOL. 77C, 409-411.
- WODTKE E.(1981). BIOCHIM.BIOPHYS.ACTA 640, 698-709.

- WOOD B.J.B.(1974). IN "ALGAL PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY", (W.D.P.STE-
WART, ED.), pp.236-265. BLACKWELL, EDIMBURGH.
- YAMADA K., KOBAYASHI K., AND YONE Y.(1980). BULL.JPN.SOC.SCI.FISH.
46, 1231-1233.
- YU T.C., AND SINNHUBER R.O.(1972). LIPIDS 7, 450-454.
- ZAMMIT V.A., AND NEWSHOLME E.A.(1979). BIOCHEM.J. 184, 313-322.
- ZAMMIT V.A., BEIS A., AND NEWSHOLME E.A.(1979). FEBS LETT. 103,
212-215.