

## ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΠΕΜΠΤΟ

Ιωάννης Θ. Καραπαναγιωτίδης

### ΛΙΠΙΔΙΑ

5.1 Γενικά .....	165
5.2 Ομάδες λιπιδίων .....	167
5.3 Ονοματολογία λιπαρών οξέων .....	170
5.4 Πέψη, απορρόφηση, μεταφορά και αποθήκευση των λιπιδίων .....	171
5.4.1 Πέψη .....	171
5.4.2 Απορρόφηση .....	174
5.4.3 Μεταφορά .....	175
5.4.4 Αποθήκευση .....	177
5.4.5 Λιπιδικό περιεχόμενο των ιστών των ιχθύων και των καρκινοειδών .....	178
5.5 Ενδογενής σύνθεση και βιομετατροπές των λιπαρών οξέων .....	180
5.6 Οι λειτουργίες των λιπαρών οξέων στους ιχθύς και στα καρκινοειδή .....	185
5.7 Διαιτητικές απαιτήσεις σε λιπαρά οξέα .....	190
5.7.1 Θαλάσσια είδη ιχθύων .....	192
5.7.1.1 Στάδια ιχθυονύμφης και ατελούς ιχθυδίου .....	193
5.7.1.2 Στάδια ιχθυδίου και ενήλικου ατόμου .....	196
5.7.1.3 Στάδιο γεννητόρων .....	197
5.7.2 Είδη ιχθύων των εσωτερικών υδάτων .....	202
5.7.2.1 Στάδια ιχθυονύμφης και ατελούς ιχθυδίου .....	203

5.7.2.2 Στάδια ιχθυδίου και ενήλικου ατόμου .....	204
5.7.2.3 Στάδιο γεννητόρων .....	205
5.7.3 Αιτιήσεις των καρκινοειδών .....	207
5.8 Σύσταση των ιχθύων και των καρκινοειδών σε λιπαρά οξέα .....	208
5.8.1 Τροφή .....	209
5.8.2 Υδάτινο περιβάλλον .....	212
5.8.3 Θερμοκρασία νερού .....	217
5.9 Τα λιπίδια ως πηγές ενέργειας στις ιχθυοτροφές .....	221
5.10 Η χρησιμοποίηση των ιχθυάλευρων και των ιχθυέλαιων στις ιχθυοτροφές .....	224
5.11 Ο ρόλος των ιχθύων και των ω-3 πολυακόρεστων λιπαρών οξέων τους στην υγιεινή διατροφή του ανθρώπου .....	228
ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ .....	234

## 5.1 Γενικά

Με τον όρο *λιπίδια* ή *λίπη* νοείται μία ευρεία και χημικά ετερογενή ομάδα ενώσεων, αποτελούμενες κατά βάση από άνθρακα (C), οξυγόνο (O) και υδρογόνο (H), και που έχουν ως κοινό γνώρισμα τη μη διαλυτότητά τους στο νερό, ενώ αντίθετα εκχυλίζονται με διαλύτες χαμηλής πολικότητας, όπως το χλωροφόρμιο, το βενζόλιο, ο αιθέρας και η αιθανόλη (Guir and James, 1975). Τα λιπίδια απαντώνται σε όλους τους ζωντανούς οργανισμούς από τους διάφορους μικροοργανισμούς, όπως τα βακτήρια και τους μύκητες, μέχρι τα ανώτερα φυτά και τα ζώα.

Ο ρόλος τους στη διατροφή των ιχθύων και των καρκινοειδών, όπως εξάλλου και όλων των ζωικών οργανισμών, είναι ζωτικής σημασίας. Καταρχήν τα λιπίδια αποτελούν βασικά δομικά συστατικά των κυτταρικών μεμβρανών με αποτέλεσμα να ελέγχουν τη ρευστότητα, την ελαστικότητα, τη διαπερατότητα και τη λειτουργία αυτών. Τα λιπίδια εμπλέκονται στη μεταφορά και στην απορρόφηση των λιποδιαλυτών βιταμινών και των καροτενοειδών στον οργανισμό, καθώς και στη λειτουργία του νευρικού συστήματος. Μία από τις κύριες λειτουργίες τους είναι ότι αποτελούν τα άμεσα εκμεταλλεύσιμα και τα πιο πλούσια ενεργειακά καύσιμα του οργανισμού. Ειδικά για τους εκτρεφόμενους ιχθύς και τα καρκινοειδή, που στην πλειονότητά τους είναι σαρκοφάγα είδη, ο ενεργειακός ρόλος των λιπιδίων είναι πολύ σημαντικός, μιας και οι οργανισμοί αυτοί δεν μπορούν να πέψουν σε μεγάλο βαθμό τους υδατάνθρακες, οι οποίοι διαφορετικά θα αποτελούσαν τη «φτηνή» πηγή ενέργειας στην τροφή τους, όπως συμβαίνει στη διατροφή πολλών χερσαίων παραγωγικών ζώων. Ως εκ τούτου, η σύγχρονη τάση στην τεχνολογία των ιχθυοτροφών είναι η προσπάθεια αύξησης του επιπέδου συμμετοχής των λιπιδίων στις τροφές, για την όσο το δυνατόν αποτελεσματικότερη κάλυψη των ενεργειακών αναγκών των εκτρεφόμενων ιχθύων μέσω των λιπιδίων, και παράλληλα μείωσης του επιπέδου συμμετοχής των πρωτεϊνών στο ελάχιστο άριστο επίπεδο, το οποίο δεν θα χρησιμοποιηθεί

για παραγωγή μεταβολικής ενέργειας από τον οργανισμό, αλλά απευθείας για τη σωματική ανάπτυξή του.

Η πρόσληψη λιπιδίων, επίσης, ικανοποιεί τις διαιτητικές απαιτήσεις του ζωικού οργανισμού σε πολυακόρεστα λιπαρά οξέα, τα οποία είναι απαραίτητα για τη σωματική ανάπτυξη, την επιτυχημένη αναπαραγωγή αλλά και για την ίδια την υγεία του. Ωστόσο, κανένα σπονδυλόζωο δεν έχει την ικανότητα να συνθέσει ενδογενώς τα πολυακόρεστα λιπαρά οξέα και για αυτόν το λόγο θα πρέπει να τα λαμβάνει απαραίτητως από την τροφή του. Τις τελευταίες δεκαετίες, και ιδιαίτερα αφότου διαπιστώθηκε ότι τα πολυακόρεστα λιπαρά οξέα της ω-3 σειράς έχουν προληπτικά ευεργετικές ιδιότητες για την υγεία του ανθρώπου, μια πλούσια ερευνητική δραστηριότητα έχει γνωστοποιήσει πολλά σε ό,τι αφορά το μεταβολισμό των λιπιδίων, ο οποίος παρουσιάζει αρκετές ομοιότητες με αυτόν των θηλαστικών. Ωστόσο, ακόμα απέχουμε πολύ από το να κατανοήσουμε πλήρως την πολυπλοκότητα των μεταβολικών διεργασιών στις οποίες αυτά εμπλέκονται. Αρκεί να σκεφτεί κανείς πως ακόμα διερευνούμε τα «μονοπάτια» του αναβολισμού και του καταβολισμού των πολυακόρεστων λιπαρών οξέων. Σε ό,τι αφορά τη μοριακή βιολογία, τη γενετική και την ενζυματική δραστηριότητα αυτών, οι γνώσεις μας είναι ακόμα σε εμβρυϊκό στάδιο. Σε αντίθεση, στις μέρες μας υπάρχει μια εις βάθος κατανόηση των βιοχημικών διεργασιών στις οποίες εμπλέκονται οι πρωτεΐνες και οι υδατάνθρακες και της συνεισφοράς αυτών στη διατροφή των ζωικών οργανισμών.

Στο κεφάλαιο αυτό περιγράφονται εν συντομία οι βιοχημικές διεργασίες και οι ιδιότητες των σημαντικότερων λιπιδίων για τη διατροφή των ιχθύων και των καρκινοειδών. Για την καλύτερη κατανόηση αυτών των ιδιοτήτων είναι απαραίτητο να περιγραφεί πρώτα η χημική δομή και η ονοματολογία των ομάδων λιπιδίων και των λιπαρών οξέων. Κατόπιν θα γίνει αναφορά στις διαιτητικές απαιτήσεις των διαφόρων ειδών ιχθύων και καρκινοειδών σε λιπαρά οξέα ανάλογα με το στάδιο ανάπτυξής τους. Αναφορά, επίσης, θα γίνει και στη σύσταση των ιχθύων και των καρκινοειδών σε λιπαρά οξέα και ποιοι παράγοντες την επηρεάζουν. Στις μέρες μας υπάρχουν πλέον αδιάψευστες αποδείξεις για τις ευεργετικές ιδιότητες των πολυακόρεστων λιπαρών οξέων της ω-3 σειράς σε μια πληθώρα παθήσεων και ασθενειών του ανθρώπου. Έτσι, κλείνοντας το κεφάλαιο, θα γίνει αναφορά και στη σημασία των λιπιδίων των ιχθύων στην υγιεινή διατροφή του ανθρώπου.

Στη λιπιδική διατροφή αρμόζει άριστα η φράση «είσαι ό,τι τρως» μιας και, σε αντίθεση με ό,τι συμβαίνει με τις πρωτεΐνες και τους υδατάνθρακες, η σύ-

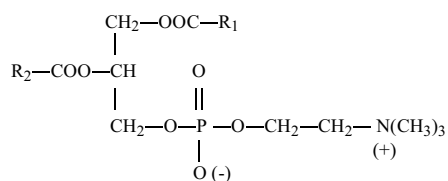
σταση των ζωικών ιστών σε λιπίδια και λιπαρά οξέα επηρεάζεται άμεσα από την ίδια την τροφή. Τέλος, θα πρέπει να έχουμε κατά νου πως η διατροφή των ιχθύων, πέραν του έντονου ερευνητικού ενδιαφέροντος που έχει για τους ιχθυολόγους-ζωοτέχνες, ενδιαφέρει άμεσα όλους μας, ως καταναλωτές αυτών των ζωικών προϊόντων, διότι τα ψάρια και γενικότερα τα ιχθυηρά είναι οι πλουσιότερες πηγές των ευεργετικών για την ανθρώπινη υγεία ω-3 λιπαρών οξέων.

## 5.2 Ομάδες λιπιδίων

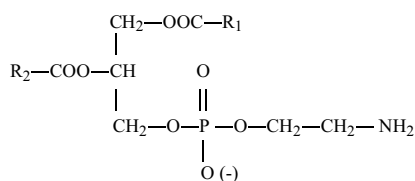
Τα ζωικά λιπίδια, συμπεριλαμβανομένων αυτών των ιχθύων και των καρκινοειδών, μπορούν να διαχωριστούν σε δύο μεγάλες ομάδες: τα *ουδέτερα λιπίδια* που διαλύονται εξολοκλήρου σε μη πολικούς διαλύτες, όπως, για παράδειγμα, ο αιθέρας, η αιθανόλη και το χλωροφόρμιο, και τα *πολικά λιπίδια* που είναι αδιάλυτα στους συγκεκριμένους διαλύτες. Τα κυριότερα ουδέτερα λιπίδια των ιχθύων και των καρκινοειδών είναι οι *τριακυλογλυκερόλες* (ή όπως συχνότερα καλούνται τριγλυκερίδια), οι *κηροί* και οι *στερόλες*. Οι τριακυλογλυκερόλες και οι κηροί αποτελούν πολύ σημαντικούς αποθηκευτικούς χώρους ενέργειας για τον οργανισμό, ενώ οι στερόλες είναι κύρια δομικά συστατικά των κυτταρικών μεμβρανών. Οι τριακυλογλυκερόλες είναι κυρίως η πιο άφθονη ομάδα λιπιδίων που συναντάμε στους ιχθύς και στα καρκινοειδή, όπως και σε όλα τα ζώα και φυτά, και αποτελείται από τρία μόρια λιπαρών οξέων που είναι εστεροποιημένα με τις τρεις αλκοολικές ομάδες της γλυκερόλης (τριυδρική γλυκερόλη) (Σχήμα 5.1). Οι τριακυλογλυκερόλες όταν βρίσκονται σε στερεή κατάσταση στη θερμοκρασία δωματίου συχνά καλούνται *λίπη*, ενώ όταν βρίσκονται σε υγρή κατάσταση, αναφέρονται ως *έλαια*. Οι κηροί αποτελούνται από ένα μόνο μόριο λιπαρού οξέος που είναι εστεροποιημένο με ένα μόριο μονοϋδροξυλικής αλκοόλης μεγάλου μοριακού βάρους και βρίσκονται συνήθως σε μικρά ποσά στους ζωικούς ιστούς, αλλά σε αφθονία στο θαλάσσιο ζωοπλαγκτόν και ιδιαίτερα στα καλανοειδή κωπήποδα και στα ευφασιώδη. Οι στερόλες είναι ενώσεις τετρακυκλικών υδρογονανθράκων, με τη *χοληστερόλη* να αποτελεί την πιο διαδεδομένη από αυτές. Η τελευταία συναντάται συνήθως σε μη εστεροποιημένη (ελεύθερη) μορφή στις κυτταρικές μεμβράνες και στις λιποπρωτεΐνες του πλάσματος αίματος, αλλά επίσης συναντάται και ως εστεροποιημένη με λιπαρά οξέα (εστέρες της χοληστερόλης) στο πλάσμα του αίματος και στο ήπαρ. Η χοληστερόλη είναι η πρόδρομη ουσία από την

οποία προκύπτουν τα χολικά οξέα, ορισμένα κορτικοστεροειδή, όπως η προγεστερόνη, η βιταμίνη D και οι γεννητικές ορμόνες, δηλαδή τα ανδρογόνα και τα οιστρογόνα. Η ομάδα των ουδέτερων λιπιδίων επίσης περιλαμβάνει και τα μη εστεροποιημένα (ελεύθερα) λιπαρά οξέα, τα οποία βρίσκονται σε πολύ μικρές ποσότητες στους ζωντανούς οργανισμούς και στους φρέσκους ιστούς τους, αλλά μπορεί να απελευθερωθούν από τις πιο σύνθετες λιπιδικές ομάδες με την επιθανάτια ενζυματική υδρόλυση.

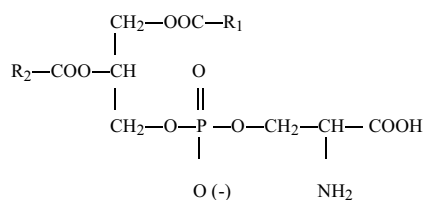
Τα πολικά λιπίδια, τα οποία συχνά καλούνται *φωσφολιπίδια*, είναι όπως και οι στερόλες δομικά συστατικά των κυτταρικών μεμβρανών και επηρεάζουν ποικίλες λειτουργίες αυτών, όπως, π.χ., τη μεταφορά ιόντων, τις δραστηριότητες των κυτταρικών υποδοχέων και των ενζύμων κλπ. Τα πολικά λιπίδια των ιχθύων κυρίως αποτελούνται από τα *φωσφογλυκερίδια*, τα οποία διαθέτουν ένα «σκελετό» γλυκερόλης στον οποίο μία από τις τρεις υδροξυλικές ομάδες είναι εστεροποιημένη με μία φωσφορική ομάδα που δίνει φωσφατιδικό οξύ. Τα πιο σημαντικά μέλη της ομάδας των φωσφογλυκεριδίων, τα οποία συναντάμε στους ιχθύς και στα καρκινοειδή, είναι εκείνα στα οποία το φωσφατιδικό οξύ είναι εστεροποιημένο στις βάσεις της χολίνης, της εθανολαμίνης, της σερίνης και της ινοσιτόλης που συνθέτουν αντίστοιχα τη *φωσφατιδυλο-χολίνη*, τη *φωσφατιδυλο-αιθανολαμίνη*, τη *φωσφατιδυλο-σερίνη* και τη *φωσφατιδυλο-ινοσιτόλη* (Σχήμα 5.1). Η φωσφατιδυλο-χολίνη, που κοινά ονομάζεται *λεκιθίνη*, είναι το πιο άφθονο φωσφολιπίδιο στους ιστούς των ιχθύων και των καρκινοειδών, ακολουθούμενο από τη φωσφατιδυλο-αιθανολαμίνη που συχνά καλείται *κεφαλίνη*. Πέρα από την παρουσία της φωσφατιδυλο-χολίνης στους διάφορους ιστούς, συχνά συναντάται και η *λύσο-φωσφατιδυλο-χολίνη*, στην οποία η μία από τις δύο διαθέσιμες θέσεις της γλυκερόλης είναι εστεροποιημένη με ένα λιπαρό οξύ. Η λύσο-φωσφατιδυλο-χολίνη βρίσκεται σε ελάχιστα ποσά στα κύτταρα, ενώ σε μεγάλα ποσά γίνεται βλαπτική για τις μεμβράνες των κυττάρων. Η φωσφατιδυλο-σερίνη βρίσκεται σε αφθονία στον εγκέφαλο και στις μεμβράνες των ερυθροκυττάρων, αλλά συναντάται, όπως και η φωσφατιδυλο-ινοσιτόλη, σε ελάχιστες ποσότητες σε άλλους ζωικούς ιστούς. Μία άλλη ομάδα πολικών λιπιδίων που συναντάμε στους ζωικούς οργανισμούς είναι τα *σφιγκολιπίδια* που περιέχουν, αντί της γλυκερόλης, σφιγγοσίνη (αμινική αλκοόλη) ή άλλη σχετική βάση. Το πιο σημαντικό μέλος των σφιγκολιπιδίων είναι η *σφιγκομυελίνη* που βρίσκεται σε μεγάλα ποσά στο νευρικό ιστό και στον εγκέφαλο των ιχθύων και αποτελούν πολύτιμα δομικά υλικά των κυτταρικών μεμβρανών αυτών των ιστών.



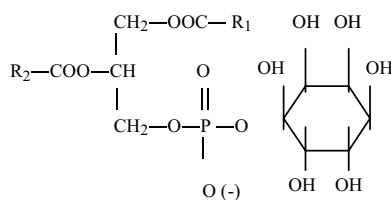
φωσφατιδυλο-χολίνη



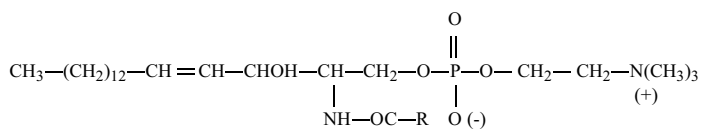
φωσφατιδυλο-αιθανολαμίνη



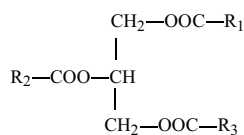
φωσφατιδυλο-σερίνη



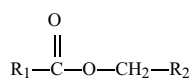
φωσφατιδυλο-ινοσιτόλη



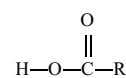
σφιγγομυελίνη



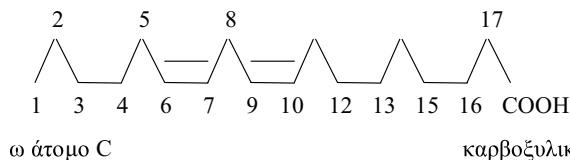
τριακυλογλυκερόλη



Κηροί

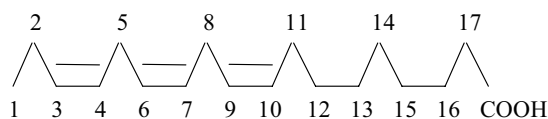


Ελεύθερο λιπαρό οξύ



18:2ω-6

καρβοξυλική ομάδα



18:3ω-3

**Σχήμα 5.1:** Η χημική δομή διαφόρων λιπιδικών ομάδων και λιπαρών οξέων.

### 5.3 Ονοματολογία λιπαρών οξέων

Με εξαίρεση τη χοληστερόλη, η κύρια δομική μονάδα σε όλες τις προαναφερθείσες λιπιδικές ομάδες είναι το λιπαρό οξύ, το οποίο στην απλούστερη μορφή του αποτελείται από δύο άτομα άνθρακα (C), ο ένας εκ των οποίων είναι συνδεδεμένος με μία καρβοξυλική ομάδα ( $\text{CH}_3\text{COOH}$ , οξικό οξύ). Στη φύση απαντώνται περίπου σαράντα λιπαρά οξέα (Christie 2003). Στους ιχθύς και στα καρκινοειδή συναντάμε, πιο συχνά, λιπαρά οξέα (Πίνακας 5.1) που αποτελούνται από ζυγό αριθμό ατόμων άνθρακα (συνήθως 12 έως 24), ενωμένα σε ευθεία και αδιακλάδωτη αλυσίδα με τους αιθυλενικούς δεσμούς, σχεδόν πάντα, να βρίσκονται σε *cis* – γεωμετρική ισομέρεια. Κάποια λιπαρά οξέα με μονό αριθμό ατόμων άνθρακα επίσης απαντώνται στους ιστούς τους, αλλά σε ελάχιστα ποσά. Τα λιπαρά οξέα κατηγοριοποιούνται ανάλογα με την απουσία ή την ύπαρξη διπλών δεσμών στην ανθρακική τους αλυσίδα. Έτσι ονομάζουμε *κορεσμένα λιπαρά οξέα* εκείνα που δεν διαθέτουν διπλό δεσμό, *μονοακόρεστα λιπαρά οξέα* όταν διαθέτουν ένα διπλό δεσμό (δεσμός αιθυλενίου,  $\text{CH}_2=\text{CH}_2$ ) και *πολυακόρεστα λιπαρά οξέα* εκείνα που διαθέτουν περισσότερων του ενός διπλών δεσμών στην ανθρακική τους αλυσίδα. Οι διπλοί δεσμοί της ανθρακικής αλυσίδας των πολυακόρεστων λιπαρών οξέων διακόπτονται από μία ομάδα μεθυλενίου ( $\text{CH}_2$ ). Τα κορεσμένα λιπαρά οξέα, λόγω της απουσίας ενεργών χημικών ομάδων πέραν της καρβοξυλικής ομάδας στην ανθρακική τους αλυσίδα, είναι πιο αδρανείς χημικές ενώσεις σε σύγκριση με τα μονο- και τα πολυακόρεστα. Κατά συνέπεια, λόγω της παρουσίας του διπλού δεσμού στην ανθρακική τους αλυσίδα, τα μονοακόρεστα είναι περισσότερο ευάλωτα από ό,τι τα κορεσμένα στις διάφορες χημικές αντιδράσεις, ιδιαίτερα σε αντιδράσεις οξειδωτικής υποβάθμιση και όσο περισσότερους διπλούς δεσμούς διαθέτουν τόσο ευπαθή είναι.

Τα λιπαρά οξέα έχουν συστηματική ονομασία, αλλά συχνά καλούνται και με κοινά ονόματα λόγω της αφθονίας τους σε κάποια συγκεκριμένη τροφή (π.χ., το αραχιδονικό οξύ πήρε το όνομα του λόγω της αφθονίας του στην αραχίδα). Χάριν ευκολίας, και έτσι έχει επικρατήσει πλέον στη διεθνή βιβλιογραφία, τα λιπαρά οξέα αναφέρονται με μία ιδιότυπη συντομογραφία όπως φαίνεται στον Πίνακα 5.1. Για παράδειγμα, το λινολεϊκό οξύ, του οποίου η συστηματική ονομασία είναι 9,12-οκταδεκαδιενοϊκό οξύ, πιο



συχνά αναφέρεται ως 18:2ω-6. Ο πρώτος αριθμός (π.χ., το 18) υποδηλώνει το συνολικό αριθμό ατόμων άνθρακα της ανθρακικής αλυσίδας, ο δεύτερος (π.χ., το 2) τον αριθμό των διπλών δεσμών, ενώ ο αριθμός μετά το πρόθεμα «ω» (ή «n» όπως πλέον έχει επικρατήσει στη διεθνή βιβλιογραφία) καθορίζει τη θέση του πρώτου διπλού δεσμού σε εκείνο το άτομο άνθρακα της αλυσίδας (ω άτομο C) αριθμώντας από την τελευταία μεθυλική ομάδα (CH<sub>2</sub>). Συγκεκριμένα για το λινολεϊκό οξύ, η συντομογραφία 18:2ω-6 υποδηλώνει ότι αυτό το λιπαρό οξύ διαθέτει 18 άτομα άνθρακα στην αλυσίδα του και δύο διπλούς δεσμούς (πολυακόρεστο), ο πρώτος εκ των οποίων βρίσκεται στο 6<sup>ο</sup> ω-άτομο άνθρακα (Σχήμα 5.1). Το λινολενικό οξύ (18:3ω-3) διαθέτει 18 άτομα άνθρακα στην αλυσίδα του και τρεις διπλούς δεσμούς (πολυακόρεστο), ο πρώτος εκ των οποίων βρίσκεται στο 3<sup>ο</sup> ω-άτομο άνθρακα. Το στεαρικό οξύ (18:0) διαθέτει 18 άτομα άνθρακα και κανέναν διπλό δεσμό στην αλυσίδα του (κορεσμένο), ενώ το 18:1ω-9 διαθέτει 18 άτομα άνθρακα και ένα διπλό δεσμό στην αλυσίδα του (μονοακόρεστο) ο οποίος βρίσκεται στο 9<sup>ο</sup> ω-άτομο άνθρακα. Συχνά, επίσης, τα λιπαρά οξέα αναφέρονται και με μια επιπλέον ονοματολογία (τη λεγόμενη Δ ονοματολογία) με την οποία καθορίζεται η θέση όλων των διπλών δεσμών μετρώντας από το εγγύτερο άτομο άνθρακα στην καρβοξυλική ομάδα (π.χ., το λινολεϊκό οξύ αναφέρεται ως 18:2<sup>Δ9,12</sup>). Προκειμένου αυτή η πολυδιάστατη ονοματολογία να μην γίνει πεδίο σύγχυσης, για τις ανάγκες του συγκεκριμένου κεφαλαίου τα λιπαρά οξέα στο εξής θα αναφέρονται με την ιδιότυπη συντομογραφία που περιγράφηκε προηγουμένως.

## 5.4 Πέψη, απορρόφηση, μεταφορά και αποθήκευση των λιπιδίων

### 5.4.1 Πέψη

Τα λιπίδια της τροφής αποδομούνται μέσω μιας υδρολυτικής διεργασίας που ονομάζεται *λιπόλυση*. Η λιπολυτική δραστηριότητα στους περισσότερους ιχθύς λαμβάνει χώρα κυρίως στο πρόσθιο τμήμα του εντέρου και στα πυλωρικά τυφλά (όπου υπάρχουν), αλλά μπορεί να επεκταθεί και στα τελευταία τμήματα του εντέρου με μειωμένη όμως δραστηριότητα. Υπάρχουν, ωστόσο, εξαιρέσεις, όπως, για παράδειγμα, στο καλκάνι (*Scophthalmus maximus*)

και στο φασί του Ατλαντικού (*Pleuronectes platessa*), όπου η λιπολυτική δραστηριότητα είναι περισσότερο έντονη στα τελευταία τμήματα του εντέρου (Olsen and Ringo, 1997), κάτι που πιθανώς να οφείλεται στο περιορισμένο μήκος του εντέρου αυτών των ειδών. Κάποια λιπολυτική δραστηριότητα επίσης έχει δειχθεί να συμβαίνει και στο στομάχι διαφόρων ειδών, αλλά αυτή είναι αρκετά περιορισμένη (Olsen and Ringo, 1997).

### Πίνακας 5.1

Τα κυριότερα λιπαρά οξέα που συναντώνται στους ιστούς των ιχθύων και των καρκινοειδών.

Χημικός τύπος	Κοινό όνομα	Συντομογραφία
<i>Κορεσμένα λιπαρά οξέα</i>		
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{10}\text{COOH}$	Λαουρικό	12:0
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{12}\text{COOH}$	Μυριστικό	14:0
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{13}\text{COOH}$	Πενταδεκυλικό	15:0
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{14}\text{COOH}$	Παλμιτικό	16:0
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{16}\text{COOH}$	Στεαρικό	18:0
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{18}\text{COOH}$	Αραχιδικό	20:0
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{20}\text{COOH}$	Βεγενικό	22:0
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{22}\text{COOH}$	Λιγνοκερικό	24:0
<i>Μονοακόρεστα λιπαρά οξέα</i>		
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_5\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$	Παλμιτολεϊκό	16:1ω-7
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$	Ολεϊκό	18:1ω-9
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_5\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_9\text{COOH}$	Βατσενικό	18:1ω-7
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_9\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$	Γονδοϊκό	20:1ω-11
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_9\text{COOH}$	Γαδολεϊκό	20:1ω-9
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_9\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_9\text{COOH}$	Κετολεϊκό	22:1ω-11
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_{11}\text{COOH}$	Ερουκικό	22:1ω-9
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_{13}\text{COOH}$	Νερβονικό	24:1ω-9

Χημικός τύπος	Κοινό όνομα	Συντομογραφία
<i>Πολυακόρεστα λιπαρά οξέα</i>		
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_4\text{CH}=\text{CHCH}_2\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$	Λινολεϊκό	18:2ω-6
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_4(\text{CH}=\text{CHCH}_2)_2\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_4\text{COOH}$	γ-λινολενικό	18:3ω-6
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_4(\text{CH}=\text{CHCH}_2)_2\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_6\text{COOH}$	Δίχωμο-γ-λινολενικό	20:3ω-6
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_4(\text{CH}=\text{CHCH}_2)_3\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_3\text{COOH}$	Αραχιδονικό	20:4ω-6
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_4(\text{CH}=\text{CHCH}_2)_3\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_5\text{COOH}$	Αδρενικό	22:4ω-6
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_4(\text{CH}=\text{CHCH}_2)_4\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_2\text{COOH}$	δοκοσαπενταενοϊκό	22:5ω-6
$\text{CH}_3\text{CH}_2\text{CH}=\text{CHCH}_2\text{CH}=\text{CHCH}_2\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$	α-λινολενικό ή λινολενικό	18:3ω-3
$\text{CH}_3\text{CH}_2(\text{CH}=\text{CHCH}_2)_3\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_4\text{COOH}$	Στεαριδονικό	18:4ω-3
$\text{CH}_3\text{CH}_2(\text{CH}=\text{CHCH}_2)_4\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_3\text{COOH}$	Εισοσαπενταενοϊκό	20:5ω-3
$\text{CH}_3\text{CH}_2(\text{CH}=\text{CHCH}_2)_4\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_5\text{COOH}$	Κλουπανοδονικό	22:5ω-3
$\text{CH}_3\text{CH}_2(\text{CH}=\text{CHCH}_2)_5\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_2\text{COOH}$	Κερβονικό	22:6ω-3

Στους ιχθύς, όπως και στα θηλαστικά, τα λιπολυτικά ένζυμα (λιπάσες) που υδρολύουν τα λιπίδια εκκρίνονται κυρίως από το πάγκρεας ή ηπατοπάγκρεας (Tocher, 2003). Λιπάσες επίσης μπορεί να εκκρίνονται, και μάλιστα σε σημαντικό βαθμό, και από το βλεννογόνο χιτώνα του εντέρου (Koven et al., 1994). Επιπρόσθετα, και ο ίδιος ο στόμαχος μπορεί να αποτελέσει πηγή εκκρινόμενων λιπασών, οι οποίες υδρολύουν τα λιπίδια εντός του στομάχου, ενώ επίσης δεν θα πρέπει να παραλειφθεί και η λιπολυτική δραστηριότητα βακτηριακής προέλευσης στο πεπτικό σύστημα (Olsen and Ringo, 1997).

Οι τριακυλογλυκερόλες, που αποτελούν την κύρια λιπιδική ομάδα της τροφής των ιχθύων και των καρκινοειδών, λιπολύονται, παράγοντας ελεύθερα λιπαρά οξέα και γλυκερόλη. Από το σύνολο των πεπτικών λιπασών που υδρολύουν τις τριακυλογλυκερόλες, η πιο δραστική και εξειδικευμένη λιπάση φαίνεται να είναι αυτή που ενεργοποιείται από την παρουσία χολικών αλάτων (Tocher, 2003). Αυτό, ωστόσο, δεν το γνωρίζουμε με σαφήνεια και πιθανόν μελλοντικά να ανακαλυφθούν και να χαρακτηριστούν και άλλες λιπάσες ως πιο δραστικές για κάποια είδη ιχθύων. Για παράδειγμα, γνωρίζουμε πως στα θηλαστικά η υδρόλυση των τριακυλογλυκερολών στο έντερο επηρεάζεται περισσότερο από ένα ενζυμικό σύστημα παγκρεατικής λιπάσης-συνλι-

πάσης και πολύ λιγότερο από την εξαρτώμενη σε χολικά άλατα λιπάση. Το συγκεκριμένο σύστημα παγκρεατικής λιπάσης-συνλιπάσης που υδρολύει τις τριακυλογλυκερόλες έχει χαρακτηριστεί και σε ορισμένα είδη ιχθύων με χαμηλή ωστόσο δραστικότητα.

Όσον αφορά τα φωσφολιπίδια, υπάρχουν ελάχιστες διαθέσιμες μελέτες για την πέψη αυτών. Πιθανολογείται πως ο μηχανισμός είναι γενικά ο ίδιος με αυτόν στα θηλαστικά. Έτσι τα φωσφολιπίδια της τροφής υποτίθεται ότι πέπτονται από παγκρεατικές ή εντερικές φωσφολιπάσες παράγοντας 1-ακυλο-λυσσο-φωσφογλυκερίδια και ελεύθερα λιπαρά οξέα (Sargent et al., 1989). Από τις λιγοστές μελέτες που έχουν γίνει σε διάφορα κυπρινοειδή και στο φαγκρί (*Pagrus pagrus*), η φωσφολιπάση  $A_2$  φαίνεται να είναι η κύρια λιπάση που υδρολύει τα φωσφολιπίδια της τροφής τους. Για τις άλλες λιπιδικές ομάδες, οι κηροί και οι εστέρες της χοληστερόλης λιπολύονται επίσης κυρίως μέσω της εξαρτώμενης σε χολικά άλατα λιπάσης. Ωστόσο, στη λιπόλυση των συγκεκριμένων λιπιδίων φαίνεται πως ενεργούν και κάποιες μη ειδικές λιπάσες παγκρεατικής προελεύσεως, γνωστές ως *εστεράσες*, που όμως ακόμα δεν έχουν απομονωθεί ή χαρακτηριστεί πλήρως.

#### 5.4.2 Απορρόφηση

Τα κύρια προϊόντα της πέψης των λιπιδίων, όπως προαναφέρθηκε, είναι τα ελεύθερα λιπαρά οξέα που παράγονται μέσω της λιπόλυσης όλων των κύριων λιπιδικών ομάδων της τροφής. Επιπρόσθετα, η πέψη των τριακυλογλυκερών παράγει γλυκερόλη, μονοακυλογλυκερόλες και πιθανώς διακυλο-γλυκερόλες. Η πέψη των φωσφολιπιδίων παράγει επίσης 1-ακυλο-λυσσο-φωσφογλυκερίδια, η πέψη των εστέρων της χοληστερόλης παράγει επίσης χοληστερόλη και η πέψη των κηρών παράγει επίσης αλκοόλες μακράς αλυσίδας.

Η απορρόφηση όλων αυτών των προϊόντων δεν έχει μελετηθεί εκτενώς στους ιχθύς και στα καρκινοειδή, αλλά οι κύριες διεργασίες που συμπεριλαμβάνουν τη γαλακτωματοποίηση, τη σταθεροποίηση, και τη μεταφορά τους πιστεύεται ότι είναι παρόμοιες με αυτές που συμβαίνουν στα θηλαστικά. Έτσι τα προϊόντα της λιπόλυσης, αφού αναμιχθούν με το νερό και γαλακτωματοποιηθούν, δεσμεύονται έπειτα από τα χολικά άλατα και συγκροτούν συσσωματώματα, που είναι γνωστά ως *μικκύλια*. Τα μικκύλια, κατόπιν, απορροφώνται με αργό ρυθμό από τα απορροφητικά κύτταρα του εντερικού επιθηλίου

μέσω του μηχανισμού της *παθητικής διάχυσης*, κατά την οποία δεν καταβάλλεται ενέργεια για την πραγματοποίησή της, λόγω διαφορετικής συγκεντρώσεως της απορροφούμενης ουσίας.

Γενικά, η απορρόφηση των προϊόντων της λιπόλυσης στους ιχθύς πραγματοποιείται με πιο αργό ρυθμό συγκριτικά με αυτήν στα θηλαστικά λόγω της χαμηλότερης θερμοκρασίας του σώματός τους, η οποία επηρεάζει άμεσα το ρυθμό της πέψης όλων των θρεπτικών στοιχείων. Επίσης, η απορρόφηση των λιπαρών οξέων μακράς αλυσίδας, όπως τα 20:4ω-6, 20:5ω-3 και 22:6ω-3 πραγματοποιείται με πιο αργό ρυθμό από την απορρόφηση των 16:0, 18:1ω-9, 18:2ω-6 και 18:3ω-3.

Όπως και στα θηλαστικά, η απορρόφηση των λιπιδίων στους ιχθύς πραγματοποιείται πρωταρχικά στο πρόσθιο τμήμα του εντέρου, όπου δηλαδή πραγματοποιείται κυρίως και η πέψη των λιπιδίων. Ωστόσο, όπως συμβαίνει και με την πέψη τους, η απορρόφηση των λιπιδίων μπορεί να συμβεί σε όλη την έκταση του εντέρου με μειωμένη όμως ένταση. Στα απορροφητικά κύτταρα του επιθηλίου του εντέρου, οι απορροφηθείσες ενώσεις που είναι ένα μείγμα χολικών αλάτων, μονοακυλογλυκερολών, γλυκερολών, λυσοφωσfolιπιδίων, στερολών, λιπαρών αλκοολών και ελεύθερων λιπαρών οξέων συνθέτουν άλλες ενώσεις. Συγκεκριμένα, τα ελεύθερα λιπαρά οξέα εστεροποιούνται ξανά με γλυκερόλες, ακυλογλυκερόλες και λυσοφωσfolιπίδια επανασχηματίζοντας τριακυλογλυκερόλες και φωσfolογλυκερίδια. Οι στερόλες και οι κηροί επίσης μπορεί να επανασχηματίζονται μερικώς, αλλά η ελεύθερη χοληστερόλη μεταφέρεται γρήγορα έξω από τα εντεροκύτταρα, ενώ και η συντριπτική πλειονότητα των λιπαρών αλκοολών μεγάλου μοριακού βάρους, που θα συνθέταν τους κηρούς, οξειδώνεται εύκολα στα αντίστοιχα λιπαρά οξέα μέσα στα κύτταρα του εντερικού επιθηλίου. Οι αντιδράσεις αυτές της επανεστεροποίησης των λιπιδικών ομάδων λαμβάνουν χώρα κυρίως στο ενδοπλασματικό δίκτυο των απορροφητικών κυττάρων του επιθηλίου του εντέρου.

### 5.4.3 Μεταφορά

Οι επανασχηματιζόμενες, στα απορροφητικά εντεροκύτταρα, λιπιδικές ομάδες στη συνέχεια ενσωματώνονται με πρωτεΐνες σχηματίζοντας τις *λιποπρωτεΐνες*, με τη μορφή των οποίων εξέρχονται από τα απορροφητικά κύτταρα

του βλεννογόνου χιτώννα του εντέρου και εισέρχονται στο κυκλοφορικό σύστημα. Κάποια, ωστόσο, απορροφηθέντα λιπίδια εξέρχονται με τη μορφή των ελεύθερων λιπαρών οξέων. Οι λιποπρωτεΐνες είναι είτε της μορφής πολύ μικρού μεγέθους σταγονιδίων, παρόμοια με τα σταγονίδια που βρίσκονται στα θηλαστικά και που είναι γνωστά ως *χυλομικρά*, είτε της μορφής *πολύ χαμηλής πυκνότητας λιποπρωτεϊνών* (very low density lipoproteins, VLDL). Το μέγεθος των λιποπρωτεϊνών εξαρτάται από τη σύσταση των λιπιδίων της τροφής. Τροφές με υψηλό επίπεδο ολικών λιπιδίων και πολυακόρεστων λιπαρών οξέων οδηγούν στην παραγωγή μεγάλου μεγέθους χυλομικρών, ενώ αντίθετα τροφές με υψηλό επίπεδο κορεσμένων λιπαρών οξέων οδηγούν στην παραγωγή μικρού μεγέθους VLDL. Οι λιποπρωτεΐνες και τα ελεύθερα λιπαρά οξέα που εξέρχονται από τα εντεροκύτταρα μεταφέρονται στο ήπαρ του ιχθύος κυρίως μέσω του λεμφικού και λιγότερο ή σε δεύτερο στάδιο μέσω του κυκλοφορικού συστήματος (φλεβικό σύστημα και δίκτυο πυλαίας φλέβας). Ωστόσο, ορισμένα ελεύθερα λιπαρά οξέα μεταφέρονται στο ήπαρ ως μείγματα αλβουμίνης, μέσω του κυκλοφορικού συστήματος, αν και η διαδρομή αυτή είναι σημαντική μόνο σε περιπτώσεις όπου ο ιχθύς διατράφηκε έπειτα από παρατεταμένη ασιτία.

Κάποια λιπίδια μπορεί να αποθηκεύονται στα κύτταρα του εντερικού επιθηλίου με τη μορφή σταγονιδίων λίπους, αλλά η πλειονότητα των απορροφηθέντων λιπιδίων μεταφέρεται στο ήπαρ, όπως περιγράφηκε παραπάνω. Τα λιπίδια που καταφτάνουν στο ήπαρ με αυτόν τον τρόπο, όπως επίσης και εκείνα που συνθέτονται ενδογενώς από το ήπαρ, ενσωματώνονται με συγκεκριμένες πρωτεΐνες, αποπρωτεΐνες και ελεύθερες χοληστερόλες για να συγκροτήσουν νέες λιποπρωτεΐνες. Κατόπιν, τα λιπίδια εξέρχονται του ήπατος και μεταφέρονται σε άλλους ιστούς μέσω του πλάσματος αίματος με τη μορφή *πολύ χαμηλής πυκνότητας λιποπρωτεΐνης* (VLDL), *χαμηλής πυκνότητας λιποπρωτεΐνης* (LDL) και *υψηλής πυκνότητας λιποπρωτεΐνης* (HDL). Επίσης, ένα μικρό ποσοστό των λιπιδίων εξέρχεται του ήπατος και μεταφέρεται στους άλλους ιστούς με τη μορφή ελεύθερων λιπαρών οξέων ή ως σύμπλοκα με αλβουμίνη.

Οι τύποι των προαναφερθέντων λιποπρωτεϊνών διαφέρουν ως προς το μέγεθος, τη δομή, τη λιπιδική σύσταση και το λόγο πρωτεϊνών: λιπιδίων, γεγονός που οδηγεί στις διαφορές στην πυκνότητά τους. Τα ουδέτερα λιπίδια, όπως είναι οι τριακυλογλυκερόλες και οι στερόλες, βρίσκονται σε υψηλό ποσοστό στα χυλομικρά και μειώνονται σταδιακά στις VLDL, LDL και HDL, ενώ τα ποσοστά των πολικών λιπιδίων (φωσφολιπίδια και ελεύθερη χοληστερόλη) και της πρω-

τεΐνης είναι χαμηλότερα στα χυλομικρά και αυξάνονται σταδιακά στις VLDL, LDL και HDL. Για παράδειγμα, στην ιριδίζουσα πέστροφα (*Oncorhynchus mykiss*), οι τριακυλογλυκερόλες αποτελούν το 85%, 52%, 22% και 11% των χυλομικρών, των VLDL, των LDL και των HDL, αντίστοιχα, ενώ τα φωσφολιπίδια αποτελούν το 8%, 19%, 27% και 32% των συγκεκριμένων λιποπρωτεϊνών (Tocher, 2003). Περαιτέρω, η δομή και η λιπιδική σύσταση των λιποπρωτεϊνών του πλάσματος αίματος των ιχθύων είναι παρόμοιες με εκείνες που συναντώνται στα θηλαστικά. Ωστόσο, οι λιποπρωτεΐνες των ιχθύων περιέχουν πολύ υψηλότερα ποσοστά ω-3 πολυακόρεστων λιπαρών οξέων μακράς αλυσίδας (όπως 20:5ω-3 και 22:6ω-3). Το προφίλ των λιποπρωτεϊνών που συναντώνται στο πλάσμα αίματος των ιχθύων ποικίλλει ανάλογα τη διατροφή, την ηλικία και τη φυσιολογική κατάστασή του (π.χ., αναπαραγωγικό στάδιο, καταπόνηση κλπ.). Σε ορισμένα είδη, όπως τα κυπρινοειδή και το καλκάνι (*S. maximus*), οι κύριες λιποπρωτεΐνες του πλάσματος είναι οι HDL. Στην ανώριμη αναπαραγωγικά ιριδίζουσα πέστροφα (*O. mykiss*) υπερτερούν οι LDL και VLDL, ενώ, καθώς ωριμάζει αναπαραγωγικά, αφθονούν οι HDL στο αίμα της (έως και 80% των ολικών λιποπρωτεϊνών). Εδώ θα πρέπει να επισημανθεί πως στους περισσότερους ιχθύς η περιεκτικότητα των λιπιδίων στο πλάσμα αίματος είναι πολύ υψηλή, π.χ., στα σολομοειδή φτάνει τα 1,85-2,40 gr/100 ml (Sheridan, 1988).

Εντός του κυκλοφορικού συστήματος, οι λιποπρωτεΐνες αυτές υδρολύονται από διάφορα ένζυμα όπως τη λιποπρωτεϊνική λιπάση, μια άλλη λιπάση που είναι ανάλογη της ηπατικής λιπάσης των θηλαστικών και μια λεκιθινοχολεστερολο-ακυλο-τρανσφεράση, η οποία έχει πολύ ενεργή δραστηριότητα στο πλάσμα αίματος. Με τη δράση αυτών των ενζύμων επιτυγχάνεται η αποδόμηση των λιποπρωτεϊνών μέσα στα τριχοειδή αιμοφόρα αγγεία των διαφόρων ιστών. Κατά συνέπεια, όλες ή μέρος των τριακυλογλυκερολών των λιποπρωτεϊνών υδρολύονται σε ελεύθερα λιπαρά οξέα και γλυκερόλη τα οποία κατόπιν απορροφώνται και επανεστεροποιούνται στα κύτταρα του λιπώδη και του μυϊκού ιστού.

#### 5.4.4 Αποθήκευση

Τα φωσφολιπίδια αποτελούν δομικά συστατικά των κυτταρικών μεμβρανών και έτσι το ποσοστό τους στους διάφορους ιστούς δεν μεταβάλλεται. Αντίθετα, οι τριακυλογλυκερόλες και οι κηροί αποθηκεύονται στους ιστούς και η συ-



γκέντρωσή τους σε αυτούς μεταβάλλεται αρκετά. Οι συγκεκριμένες λιπιδικές ομάδες συνθέτονται (λιπογένεση) και αποθηκεύονται στους ιστούς από τα διάφορα ελεύθερα λιπαρά οξέα της γενικής κυκλοφορίας του αίματος, τα οποία δεν χρησιμοποιήθηκαν για την κάλυψη των ενεργειακών και άλλων φυσιολογικών αναγκών του οργανισμού. Στα θηλαστικά, ο κύριος αποθηκευτικός ιστός είναι κυρίως ο λιπώδης ιστός, ενώ, αντίθετα, στους ιχθύς η αποθήκευση των λιπιδίων συμβαίνει σε διάφορους ιστούς, όπως στο ήπαρ, στο μυϊκό ιστό και στο λιπώδη ιστό των σπλάχνων (περισπλαχνικό, περιεντερικό, μεσεντέριο λίπος). Στα καρκινοειδή, ο κύριος αποθηκευτικός χώρος των λιπιδίων είναι το ηπατοπάγκρεας. Τα λιπίδια αποθηκεύονται σε όλους γενικά τους ιστούς του σώματος των ιχθύων σε διαφορετικές, ωστόσο, συγκεντρώσεις. Στο λευκό μυϊκό ιστό, τα λιπίδια αποθηκεύονται στο λιπώδη ιστό που καλύπτει εξωτερικά τα μυομερή, ενώ στον ερυθρό μυϊκό ιστό τα λιπίδια αποθηκεύονται τόσο στο συγκεκριμένο λιπώδη ιστό όσο και εντός των μυϊκών ινών, γεγονός που έχει να κάνει με τις αυξημένες ενεργειακές απαιτήσεις αυτού του ιστού.

#### *5.4.5 Λιπιδικό περιεχόμενο των ιστών των ιχθύων και των καρκινοειδών*

Από όλα τα θρεπτικά συστατικά που περιέχονται στο σώμα των ιχθύων και των καρκινοειδών, τα λιπίδια είναι εκείνα που η συγκέντρωσή τους στους διάφορους ιστούς μεταβάλλεται περισσότερο. Τα ολικά λιπίδια που περιέχονται στους ιστούς των ιχθύων και των καρκινοειδών επηρεάζονται ταυτόχρονα από πολλούς παράγοντες, τόσο γενετικά ελεγχόμενους που σχετίζονται και με τον κύκλο ζωής του κάθε είδους, όσο και περιβαλλοντικούς και διατροφικούς (Henderson and Tocher, 1987· Shearer, 1994). Έτσι, το περιεχόμενο των ολικών λιπιδίων του σώματος των ιχθύων μεταβάλλεται χρονικά κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης, της αναπαραγωγικής ωρίμανσης και της ωστοκίας τους. Το λιπιδικό περιεχόμενο επίσης μπορεί να διαφέρει μεταξύ αρσενικών και θηλυκών ατόμων σε κάποια είδη, να επηρεάζεται από τη θερμοκρασία του νερού, την καταναλωθείσα ποσότητα τροφής, την ολική ενέργεια και το πρωτεϊνικό/ενεργειακό επίπεδο της τροφής, τον τύπο και το επίπεδο του χορηγούμενου ελαίου στο σιτηρέσιο, τη συχνότητα και το χρόνο σίτισης, την κολύμβηση καθώς και την αστία μεταξύ άλλων. Στους άγριους (μη εκτρεφόμενους) ιχθύς που διαβιούν σε ψυχρά και εύκρατα κλίματα, το περιεχόμενο



των ολικών λιπιδίων του σώματός τους επίσης μεταβάλλεται εποχιακά. Γενικά, οι εκτρεφόμενοι ιχθύες είναι πιο λιπαροί από τους άγριους του συγκεκριμένου είδους, λόγω κυρίως της υψηλότερης ενέργειας που τους παρέχεται μέσω των τροφών και της μειωμένης κινητικής δραστηριότητάς τους, αν και αυτό δεν ισχύει πάντα, ειδικά όταν εφαρμόζεται η «κατάλληλη» ποσοτική και ποιοτική διατροφική αγωγή.

Ανάλογα με τη συγκέντρωση των ολικών λιπιδίων που περιέχονται στο μυϊκό ιστό, τα διάφορα είδη ιχθύων μπορεί να κατηγοριοποιηθούν σε άπαχα, ημιλιπαρά και λιπαρά είδη (Πίνακας 5.2). Τα λιπαρά είδη, όπως η ρέγγα (*Clupea harengus*) και το σκουμπρί (*Scomber scombrus*), περιέχουν στους μυς τους ποσότητες ολικών λιπιδίων που ξεπερνούν το 10% του ολικού βάρους του σώματός τους. Αντίθετα, σε άλλα είδη, όπως ο γάδος του Ατλαντικού (*Gadus morhua*), η σάρκα τους δεν περιέχει περισσότερο από 2% του υγρού βάρους τους σε ολικά λιπίδια, με το ήπαρ τους να αποτελεί τον κύριο αποθηκευτικό χώρο του λίπους. Τα διάφορα σολομοειδή (*Salmonidae*) και τα είδη κεφάλου (*Mugillidae*) περιέχουν ενδιάμεσες ποσότητες (2-6%) λιπιδίων στη σάρκα τους. Γενικά, τα βενθικά είδη, όπως, π.χ., ο μπακαλιάρος (*Merluccius merluccius*) και η γλώσσα (*Solea solea*) είναι άπαχα είδη, ενώ τα πελαγικά είδη όπως η ρέγγα (*C. harengus*) είναι λιπαρά είδη.

### Πίνακας 5.2

Χαρακτηριστικά επίπεδα ολικών λιπιδίων (% επί του υγρού βάρους σώματος) στο μυϊκό και ηπατικό ιστό διαφόρων ειδών ιχθύων.

Είδος	Μυϊκός ιστός	Ηπατικός ιστός
<b><u>Άπαχα είδη</u></b>		
Γάδος μελανόγραμμος ( <i>Melanogrammus aeglefinus</i> )	0,3	50,0 – 75,0
Γάδος Ατλαντικού ( <i>Gadus morhua</i> )	0,4	50,0 – 75,0
Ηλιόψαρο ( <i>Lepomis gibbosus</i> )	0,7	
Τούρνα ( <i>Esox lucius</i> )	0,6-0,8	4,0-10,7
Ποταμολάβρακο ( <i>Lucioperca lucioperca</i> )	0,8	
Τιλάπια του Νείλου ( <i>Oreochromis niloticus</i> )	0,8-2,2	4,3-20,2
Τσιπούρα ( <i>Sparus aurata</i> )	0,8-1,1	
Τσιρώνι ( <i>Rutilus rutilus</i> )	< 2,0	

Είδος	Μυϊκός ιστός	Ηπατικός ιστός
<b><u>Ημιλιπαρά είδη</u></b>		
Κοινός κυπρίνος ( <i>Cyprinus carpio</i> )	1,5 – 12,5	4,8 – 8,8
Λεστιά ( <i>Abramis brama</i> )	1,8	
Ιριδίζουσα πέστροφα ( <i>Oncorhynchus mykiss</i> )	2,5 – 5,7	3,5 – 6,0
Λαβράκι ( <i>Dicentrarchus labrax</i> )	2,9	
Τόνος ( <i>Thunnus thynnus</i> )	4,0	4,0 – 28,0
Σολομός Ατλαντικού ( <i>Salmo salar</i> )	4,0 – 10,0	10,0
Ιππόγλωσσα ( <i>Hippoglossus hippoglossus</i> )	5,0	4,0 – 28,0
<b><u>Λιπαρά είδη</u></b>		
Ρέγγα ( <i>Clupea harengus</i> )	11,0	2,0
Σκουμπρί ( <i>Scomber scombrus</i> )	13,0	8,0
Χέλι ( <i>Anguilla anguilla</i> )	22,0	

Πηγές: Henderson and Tocher (1987), Hearn (1987), Corraze (2001), Grigorakis *et al.* (2002).

## 5.5 Ενδογενής σύνθεση και βιομετατροπές των λιπαρών οξέων

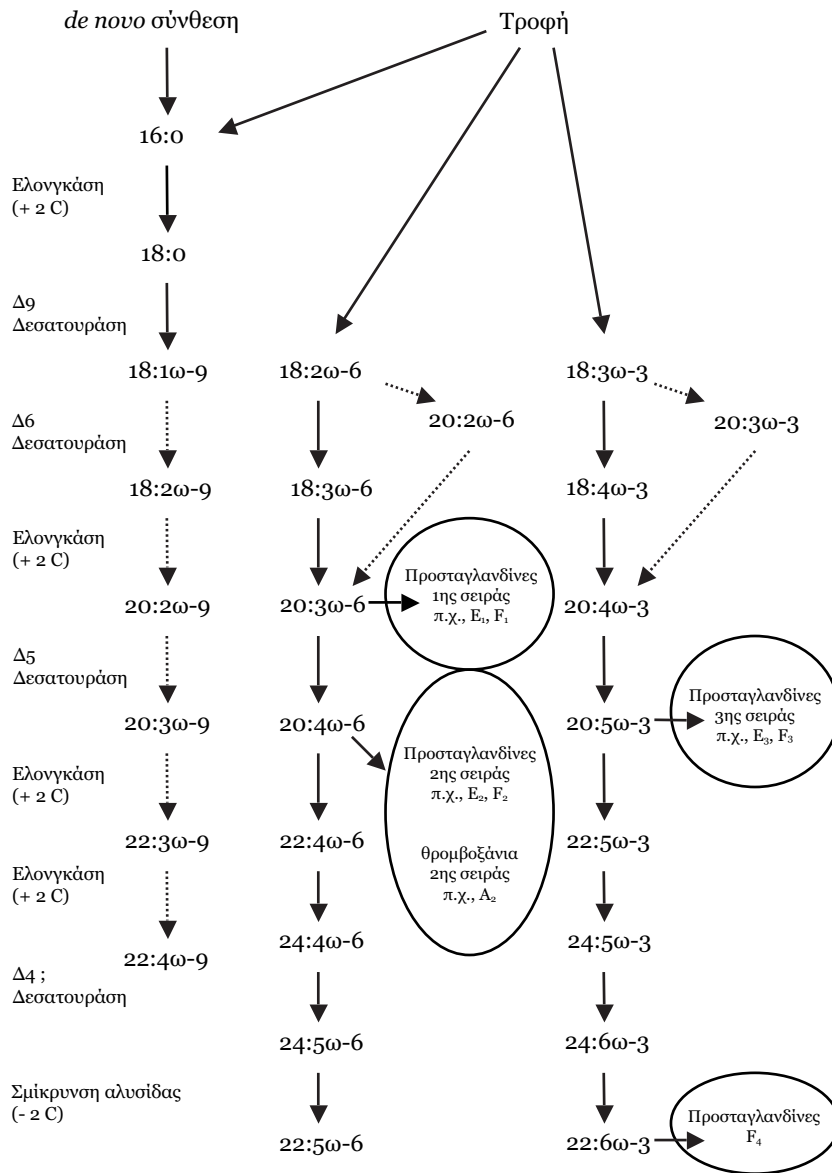
Τα λιπαρά οξέα που συναντάμε στους διάφορους ιστούς των ιχθύων και των καρκινοειδών προέρχονται απευθείας από την τροφή τους αλλά και από την ενδογενή (*de novo*) σύνθεσή τους (βιοσύνθεση), η οποία ονομάζεται *λιπογένεση*. Στους ιχθύς, η λιπογένεση συμβαίνει κυρίως στο ήπαρ και δευτερογενώς στο λιπώδη ιστό και στο εντερικό επιθήλιο (Sargent *et al.*, 1989). Αν και ακόμα δεν είναι πλήρως γνωστές όλες οι ενζυμικές αντιδράσεις που συμμετέχουν, θεωρείται πως τα «μονοπάτια» της βιοσύνθεσης στους ιχθύς είναι παρόμοια με εκείνα των θηλαστικών (Gurr and Harwood, 1991). Οπότε με πρώτη ύλη το ακέτυλο-CoA, που προέρχεται κυρίως από τη γλυκόζη και κατά δεύτερο λόγο από αμινοξέα, ένα πολυενζυμικό σύμπλεγμα συνθετάσης παράγει κυρίως παλμιτικό οξύ (16:0) και στεαρικό οξύ (18:0), και σε μικρότερο βαθμό άλλα κορεσμένα λιπαρά

οξέα (Cook, 1996· Henderson, 1996).<sup>1</sup> Έπειτα οι οργανισμοί είναι ικανοί να εισάγουν σε αυτά τα λιπαρά οξέα ένα διπλό δεσμό και να συνθέσουν τα 16:1ω-7 και 18:1ω-9, αντίστοιχα. Στους ιχθύς και στα καρκινοειδή ακόμα δε γνωρίζουμε σε ποιο βαθμό τα τελευταία λιπαρά οξέα μετατρέπονται έπειτα, μέσω της επιμήκυνσης της ανθρακικής τους αλυσίδας, στα 18:1ω-7, 20:1ω-9, 22:1ω-9 και 24:1ω-9, όπως συμβαίνει με τα χερσαία θηλαστικά (Tocher, 2003). Οι τροφικές αλυσίδες του υδάτινου περιβάλλοντος περιέχουν σε αφθονία τα παραπάνω λιπαρά οξέα, με αποτέλεσμα η βιοσύνθεσή τους στους ιχθύς και στα καρκινοειδή πολύ πιθανόν να μη συμβαίνει σε μεγάλο βαθμό (Tocher, 2003).

Οι ιχθύες και τα καρκινοειδή, όπως συμβαίνει με όλα τα σπονδυλόζωα συμπεριλαμβανομένου του ανθρώπου, δεν διαθέτουν το ένζυμο Δ12 δεσατουράση, το οποίο συνθέτει το 18:2ω-6 από το ενδογενώς παραγόμενο 18:1ω-9, και το ένζυμο Δ15 δεσατουράση, το οποίο συνθέτει το 18:3ω-3 από το 18:2ω-6, όπως συμβαίνει στα φυτά και στους κατώτερους οργανισμούς. Το 18:2ω-6 και το 18:3ω-3 αποτελούν τα μεταβολικά πρόδρομα μόρια των περισσότερων ακόρεστων και μακρύτερης ανθρακικής αλυσίδας πολυακόρεστων λιπαρών οξέων (ΠΛΟ) των ω-6 και ω-3 ομάδων, αντίστοιχα. Ως εκ τούτου οι ιχθύες και τα καρκινοειδή, όπως εξάλλου και ο άνθρωπος, δεν είναι ικανοί να συνθέσουν ενδογενώς (*de novo*) τα ω-6 και ω-3 ΠΛΟ. Τα συγκεκριμένα λιπαρά οξέα, ωστόσο, διαδραματίζουν ρόλους ζωτικής σημασίας σε διάφορες φυσιολογικές διεργασίες του οργανισμού (Innis, 1991· Sargent et al., 2002) οπότε αυτά θα πρέπει «απαραιτήτως» να λαμβάνονται μέσω της τροφής και για το λόγο αυτό ονομάζονται *απαραίτητα λιπαρά οξέα*. Εφόσον ληφθούν από την τροφή, τα 18:2ω-6 και 18:3ω-3 μπορούν κατόπιν να βιομετατραπούν ενδογενώς στα αντίστοιχα πολυακόρεστα λιπαρά οξέα με είκοσι και είκοσι δύο άτομα άνθρακα (C<sub>20</sub> και C<sub>22</sub> ΠΛΟ) μέσω ενός πολύπλοκου συστήματος επιμήκυνσης των ανθρακικών τους αλυσίδων και εισαγωγής διπλών δεσμών σε αυτές. Ακόμα και σήμερα δεν είναι πλήρως γνωστά τα βιοσυνθετικά «μονοπάτια» των ΠΛΟ στους ιχθύς και στα καρκινοειδή. Οι κύριες οδοί αυτών των βιοσυνθέσεων-βιομετατροπών φαίνονται στο Σχήμα 5.2 και περιγράφονται συνοπτικά ως εξής (Sargent et al., 2002):

1. Έτσι, όταν οι ζωικοί οργανισμοί προσλαμβάνουν, μέσω της τροφής τους, ποσά γλυκόζης μεγαλύτερα από τις άμεσες ενεργειακές ανάγκες τους και από τις δυνατότητες εναποθήκευσης της ως γλυκογόνο, η περίσσεια της μετατρέπεται σε κορεσμένα λιπαρά οξέα.

- Οι χημικές αντιδράσεις της βιοσύνθεσης των ΠΛΟ συμβαίνουν, ως επί το πλείστον, στα μικροσωμάτια του ήπατος και περιλαμβάνουν επιμηκύνσεις (προσθήκη 2 ατόμων C) της ανθρακικής αλυσίδας των λιπαρών οξέων και εισαγωγές διπλών δεσμών (αποκορεσμός) σε αυτήν. Οι επιμηκύνσεις και οι αποκορεσμοί συμβαίνουν μόνο μέσα στην ίδια ομάδα ΠΛΟ και όχι μεταξύ διαφορετικών ομάδων. Οπότε το 18:3ω-3 δεν μπορεί να συνθέσει τα ΠΛΟ της ω-6 ομάδας, ούτε το 18:2ω-6 μπορεί να συνθέσει τα ΠΛΟ της ω-3 ομάδας.
- Τα ένζυμα που καταλύουν αυτές τις αντιδράσεις, είτε πρόκειται για τις επιμηκύνσεις των ανθρακικών αλυσίδων είτε για τους αποκορεσμούς, είναι τα ίδια που δρουν τόσο στις βιοσυνθέσεις της ω-3 ομάδας όσο και της ω-6 ομάδας, καθώς επίσης και της ω-9 ομάδας. Επειδή υπάρχει ανταγωνισμός μεταξύ των ω-3 ΠΛΟ και των ω-6 ΠΛΟ για τα ίδια ένζυμα που τα συνθέτουν, μια υπερβολική πρόσληψη του 18:3ω-3, μέσω της τροφής, θα περιορίζει τις βιομετατροπές του 18:2ω-6 στα υπόλοιπα ω-6 ΠΛΟ. Αντίθετα, μια υπερβολική πρόσληψη του 18:2ω-6 μέσω της τροφής, θα περιορίζει τις βιομετατροπές του 18:3ω-3 στα υπόλοιπα ω-3 ΠΛΟ. Ωστόσο τα συγκεκριμένα ένζυμα, ιδιαίτερα εκείνα που καταλύουν τις εισαγωγές των διπλών δεσμών (δεσατουράσες), δείχνουν μια «προτίμηση» στις βιοσυνθέσεις των ω-3 ΠΛΟ από ό,τι στις βιοσυνθέσεις των ω-6 ΠΛΟ και ακόμα μικρότερη προτίμηση στις βιοσυνθέσεις των ω-9 ΠΛΟ.
- Το κύριο τελικό προϊόν των βιοσυνθέσεων της ω-3 ομάδας είναι το 22:6ω-3, ενώ της ω-6 ομάδας είναι το 20:4ω-6. Το 20:4ω-6 μπορεί περαιτέρω να παράγει 22:5ω-6, σε μικρό όμως βαθμό, με την προσθήκη ενός διπλού δεσμού (Δ4 δεσμός) όπως συμβαίνει και στην περίπτωση παραγωγής του 22:6ω-3. Ωστόσο, υπάρχουν υπόνοιες πως η Δ4 δεσατουράση δεν είναι ένα πραγματικό ένζυμο, αλλά μία ομάδα ενζύμων που περιλαμβάνει την Δ6 δεσατουράση, καθώς και άλλα ένζυμα επιμήκυνσης και αποκορεσμού. Έτσι η εισαγωγή του τελευταίου διπλού δεσμού (Δ4) στην παραγωγή του 22:6ω-3 δε συμβαίνει απευθείας μέσω της καταλυτικής δράσης της Δ4



**Σχήμα 5.2:** Διάγραμμα των κύριων διαδρομών των βιοσυνθέσεων και βιομετατροπών των λιπαρών οξέων και προσταγλανδίνων. Υιοθετημένο και τροποποιημένο από Bell et al. (1986). — : κύριες διαδρομές, .....: δευτερεύουσες διαδρομές.

δεσατουράσης στο 22:5ω-3. Είναι πιθανό το 22:5ω-3 να επιμηκύνεται σε 24:5ω-3, το οποίο με τη σειρά του να μετατρέπεται μέσω της Δ6 δεσατουράσης σε 24:6ω-3 και κατόπιν να σμικρύνεται σε 22:6ω-3.

- Η Δ5 δεσατουράση δρα μόνο σε ένα στάδιο των βιοσυνθέσεων, όπου το 20:3ω-6 παράγει 20:4ω-6 και το 20:4ω-3 παράγει 20:5ω-3. Η Δ6 δεσατουράση δρα σε δύο στάδια των βιοσυνθέσεων, όπου το 18:2ω-6 και το 18:3ω-3 παράγουν αντίστοιχα τα 18:3ω-6 και 18:4ω-3, και επίσης εκεί όπου το 24:4ω-6 και το 24:5ω-3 παράγουν αντίστοιχα τα 24:5ω-6 και 24:6ω-3. Ωστόσο, δεν είναι απολύτως βέβαιο ότι η ίδια Δ6 δεσατουράση που δρα σε αυτά τα δύο στάδια είναι το ίδιο ένζυμο ή πρόκειται για δύο ισοένζυμα της Δ6 δεσατουράσης. Η πρώτη Δ6 δεσατουράση, ωστόσο, είναι αυτή που καθορίζει το βαθμό που θα συμβούν όλες οι άλλες βιοσυνθέσεις.

Ο βαθμός που συμβαίνουν αυτές οι βιοσυνθέσεις σε ένα ζωικό οργανισμό εξαρτάται από τις σχετικές δράσεις των ενζύμων (ελονγκάσες και δεσατουράσες) στους διάφορους ιστούς τους, οι οποίες με τη σειρά τους εξαρτώνται από τη διαθεσιμότητα των τελικών προϊόντων, δηλαδή των 20:4ω-6, 20:5ω-3 και 22:6ω-3, και ειδικότερα των δύο τελευταίων, στην τροφή (Sargent et al., 2002· Tocher, 2003). Οι βιομετατροπές των C<sub>18</sub> στα C<sub>20</sub> και C<sub>22</sub> ΠΛΟ έχουν αποδειχθεί ότι συμβαίνουν σε σημαντικό βαθμό σε πολλά είδη ιχθύων των εσωτερικών υδάτων όπως, π.χ., στην ιριδιζουσα πέστροφα (*O. mykiss*) και στον κυπρίνο (*C. carpio*) (Sargent et al., 1995). Αντίθετα, οι ικανότητες των ιχθύων των θαλάσσιων υδάτων για τις βιοσυνθέσεις είναι κατά πολύ μικρότερες, αν όχι ανύπαρκτες, σε όσα είδη έχουν μελετηθεί μέχρι σήμερα (Sargent et al., 2002). Αυτό οφείλεται στο γεγονός πως τα 20:5ω-3 και 22:6ω-3 βρίσκονται σε αφθονία στο θαλάσσιο περιβάλλον. Έτσι, τα είδη της θάλασσας, σε αντίθεση με τα είδη των εσωτερικών υδάτων, βρίσκονται σε ένα διατροφικό καθεστώς όπου οι βιομετατροπές του 18:3ω-3 σε 20:5ω-3 και 22:6ω-3 δεν είναι απαραίτητες. Πρόσφατες μελέτες έχουν δείξει πως αυτή η φαινομενική ανικανότητα των θαλάσσιων ειδών για τις βιομετατροπές των C<sub>18</sub> στα C<sub>20</sub> και C<sub>22</sub> ΠΛΟ δεν οφείλεται στην παντελή απουσία των υπεύθυνων γονιδίων, αλλά στο ότι ένα ή δύο από τα υπεύθυνα γονίδια δεν εκφράζονται σε ικανοποιητικό βαθμό (Tocher, 2003).

Οι διαφορές μεταξύ των ειδών στις ικανότητές τους για τις βιοσυνθέσεις δεν θα πρέπει να θεωρούνται απόλυτες, μιας και ένα τουλάχιστον είδος των εσωτερικών υδάτων, η τούρνα (*Esox lucius*) έχει επίσης αποδειχθεί «ανίκανο» για αυτές (Henderson, 1995). Η ικανότητα ενός είδους για τις βιομετατροπές των C<sub>18</sub> στα C<sub>20</sub> και C<sub>22</sub> ΠΛΟ, όπως θα δούμε σε επόμενο υποκεφάλαιο, καθορίζει πρωταρχικώς τις διαιτητικές απαιτήσεις του είδους αυτού σε συγκεκριμένα λιπαρά οξέα.

### 5.6 Οι λειτουργίες των λιπαρών οξέων στους ιχθύς και στα καρκινοειδή

Τα λιπαρά οξέα αποτελούν τις κύριες δομικές μονάδες όλων των λιπιδίων, με εξαίρεση τη χοληστερόλη. Μία από τις βασικότερες λειτουργίες των λιπαρών οξέων για τους ιχθύς και τα καρκινοειδή, όπως και για όλους τους οργανισμούς, είναι η παραγωγή μεταβολικής ενέργειας υπό τη μορφή αδενοσινωτριφωσφορικού οξέος (ATP) μέσω κυρίως της μιτοχονδριακής β-οξειδωσης (Tocher, 2003). Τα λιπαρά οξέα είναι οι κύριες πηγές της μεταβολικής ενέργειας που απαιτούν οι ιχθύες και τα καρκινοειδή, όχι μόνο για την ανάπτυξή τους αλλά και για την αναπαραγωγή τους (Sargent et al., 2002), όπου η ωρίμανση των γονάδων, και ιδιαίτερα η παραγωγή αυγών, είναι ενεργειακά πανάκριβες λειτουργίες για τον οργανισμό. Τα πολύ υψηλά ποσοστά ελαίων που συναντώνται σε κάποια πελαγικά είδη ιχθύων που ωστοκοούν μεγάλο αριθμό αυγών, όπως η ρέγγα (*C. harengus*) και η σαρδέλα (*Sardinus pilchardus*), οφείλεται σε αυτόν ακριβώς το λόγο. Με την οξείδωση των λιπαρών οξέων, οι οργανισμοί επίσης προμηθεύονται με την ενέργεια που απαιτείται για την κολύμβησή τους, αλλά πολύ περισσότερο και για τις μεταναστεύσεις τους, όπου οι ενεργειακές απαιτήσεις του ερυθρού μυϊκού ιστού είναι μεγάλες (Henderson, 1996).

Στους ιχθύς και στα καρκινοειδή, πιστεύεται ότι κάποια συγκεκριμένα λιπαρά οξέα προτιμούνται περισσότερο από τον οργανισμό ως βασικά υποστρώματα της μιτοχονδριακής β-οξειδωσης σε σύγκριση με κάποια άλλα. Για παράδειγμα, κάποια κορεσμένα λιπαρά οξέα, όπως τα 16:0 και 18:0, και κάποια μονοακόρεστα λιπαρά οξέα, όπως τα 18:1ω-9, 20:1ω-9 και 22:1ω-11, οξειδώνονται σε μεγαλύτερο βαθμό σχετικά με τα πολυακόρεστα λιπαρά οξέα. Η ίδια προτίμηση εμφανίζεται και σε περιόδους αστίας ή περιορισμέ-



νης κατανάλωσης τροφής, όπου τα κορεσμένα και τα μονοακόρεστα λιπαρά οξέα είναι τα πρώτα που θα χρησιμοποιήσει ο οργανισμός για τις ενεργειακές ανάγκες της συντήρησής του (Kiessling και Kiessling, 1993). Αυτή η προτίμηση αντανακλά την ανάγκη του οργανισμού να διατηρήσει τα πολυακόρεστα λιπαρά οξέα, ώστε να τα χρησιμοποιήσει στις περισσότερες σημαντικές λειτουργίες των κυττάρων (Kiessling και Kiessling, 1993).

Η β-οξειδωση των πολυακόρεστων λιπαρών οξέων στους ιχθύς και στα καρκινοειδή είναι αρκετά περίπλοκη και μέχρι σήμερα υπάρχουν αδιευκρίνιστες πληροφορίες. Για παράδειγμα, το 22:6ω-3 αποτελεί φτωχό υπόστρωμα για τη μιτοχονδριακή β-οξειδωση, και πιστεύεται ότι ο καταβολισμός του απαιτεί υπεροξεισωματική β-οξειδωση όπως έχει δειχθεί από πειράματα σε ποντίκια (Sargent et al., 2002· Tocher, 2003). Η συνολική συνεισφορά των υπεροξεισωμάτων στην οξειδωση των πολυακόρεστων παραμένει αδιευκρίνιστη, όμως είναι πιθανόν να είναι αρκετά εκτεταμένη σε κάποιους ιστούς, όπως έχει δειχθεί για το σολομό του Ατλαντικού (*Salmo salar*, Froyland et al., 2000) και για το μελανόγραμμα γάδο (*Melanogrammus aeglefinus*, Nanton et al., 2003). Το 20:5ω-3, ωστόσο, β-οξειδώνεται άμεσα στα μιτοχόνδρια των ποντικών και παρόμοιες έμμεσες αποδείξεις υπάρχουν και για τους ιχθύς (Sargent et al., 2002). Για παράδειγμα, πιστεύεται ότι στον τόνο (*Thunnus thynnus*) υπάρχει επιλεκτικός καταβολισμός του 20:5ω-3 συγκριτικά με το 22:6ω-3, καθώς οι ιστοί αυτού του είδους χαρακτηρίζονται από πολύ χαμηλότερες συγκεντρώσεις του 20:5ω-3 συγκριτικά με αυτές του 22:6ω-3 (Sawada et al., 1993). Παρόμοιος επιλεκτικός καταβολισμός του 20:5ω-3 συγκριτικά με το 22:6ω-3 πιθανόν να συμβαίνει και σε διάφορα τροπικά είδη των εσωτερικών υδάτων, όπως, π.χ., στην τιλάπια (*Oreochromis niloticus*), όπου ομοίως οι συγκεντρώσεις του 22:6ω-3 είναι κατά πολύ μεγαλύτερες του 20:5ω-3 (Karapanagiotidis et al., 2006). Τα 18:2ω-6 και 18:3ω-3 έχει αποδειχθεί ότι επίσης οξειδώνονται σε μεγάλο βαθμό στα χερσαία θηλαστικά (Sinclair et al., 2002) και παρόμοιες έμμεσες αποδείξεις υπάρχουν και στους ιχθύς. Για παράδειγμα, έχει δειχθεί ότι η τιλάπια (*O. niloticus*) επιλεκτικά καταβολίζει και μάλιστα σε μεγάλο βαθμό αυτά τα δύο λιπαρά οξέα, ωστόσο τα τελικά προϊόντα των βιομετατροπών τους είναι σε χαμηλά επίπεδα, υποδηλώνοντας πως τα 18:2ω-6 και 18:3ω-3 οξειδώνονται άμεσα (Karapanagiotidis et al., 2007). Περαιτέρω έρευνες θα πρέπει να διεξαχθούν σχετικά με την οξειδωση των λιπαρών οξέων αφού αυτή καθορίζει κατά πολύ την τελική σύσταση των διαφόρων ιστών των ιχθύων



και καρκινωειδών σε λιπαρά οξέα. Αυτή με τη σειρά της είναι εξίσου σημαντική τόσο για την ευζωία των οργανισμών και την επιτυχή αναπαραγωγή τους, αλλά και για τον κλάδο των υδατοκαλλιεργειών, όπου η επιθυμία είναι το τελικό προϊόν να είναι πλούσιο στα ευεργετικά για την ανθρώπινη υγεία ω-3 λιπαρά οξέα, η λιπιδική σύσταση αποτελεί δείκτη της διατροφικής αξίας της σάρκας των εκτρεφόμενων ιχθύων και των καρκινωειδών.

Πέραν του ρόλου τους ως κύριες πηγές μεταβολικής ενέργειας, τα λιπαρά οξέα και ιδιαίτερα τα πολυακόρεστα, είναι απαραίτητα για τη διατήρηση, τη φυσιολογική ανάπτυξη και την αναπαραγωγή όλων γενικά των σπονδυλόζων, συμπεριλαμβανομένων των ιχθύων, των καρκινωειδών αλλά και του ίδιου του ανθρώπου. Η διαιτητική έλλειψή τους οδηγεί σε αναστολή της ανάπτυξης του οργανισμού, σε διάφορες παθολογικές καταστάσεις και μπορεί τελικά να επιφέρει θανάτωση. Η σημασία των πολυακόρεστων λιπαρών οξέων στη διατροφή των ιχθύων και των καρκινωειδών αποτέλεσε το αντικείμενο σε πολλές μελέτες (Bell et al., 1986· Henderson and Tocher 1987· Sargent et al., 1989, 1995, 1999a, b, 2002· Tocher 2003). Οι ιχθύες περιέχουν μεγάλες συγκεντρώσεις των 22:6ω-3, 20:5ω-3 και 20:4ω-6 στα φωσφογλυκερίδια των κυτταρικών τους μεμβρανών. Ειδικά τα πρώτα δύο πολυακόρεστα κυριαρχούν σε όλα τα φωσφογλυκερίδια εκτός της φωσφατιδυλο-ινοσιτόλης, όπου κυριαρχεί το 20:4ω-6. Ως αποτέλεσμα, τα πολυακόρεστα λιπαρά οξέα διαδραματίζουν έναν κρίσιμο ρόλο για τον οργανισμό με το να διατηρούν τη ρευστότητα και τη διαπερατότητα των κυτταρικών τους μεμβρανών και στο να παρέχουν τις κατάλληλες ενδοκυτταρικές συνθήκες για τις διάφορες κυτταρικές λειτουργίες (Bell et al., 1986). Για τους ιχθύς και τα καρκινωειδή, ως ποικιλόθερμους οργανισμούς, ο ρόλος αυτός των πολυακόρεστων είναι ιδιαίτερα σημαντικός για την προσαρμοστικότητά τους στις διάφορες περιβαλλοντικές μεταβολές, όπως, π.χ., της θερμοκρασίας και της αλατότητας. Ωστόσο, δεν θα πρέπει να παραβλέπεται ο ρόλος των κορεσμένων και των μονοακόρεστων λιπαρών οξέων σε αυτές τις διεργασίες, καθώς θεωρείται ότι η αναλογία αυτών των δύο επηρεάζει εξίσου τη ρευστότητα των φωσφογλυκεριδίων των κυτταρικών μεμβρανών σε συνθήκες μεταβαλλόμενης θερμοκρασίας (Wodkete and Cossins, 1991).

Το 22:6ω-3 είναι ιδιαίτερα άφθονο στον αμφιβληστροειδή χιτώνα των οφθαλμών και στον εγκέφαλο των ζωικών οργανισμών, διαδραματίζοντας έναν πάρα πολύ σημαντικό ρόλο στη διατήρηση της δομής και της λειτουργίας των κυτταρικών μεμβρανών αυτών των ιστών (Bell et al., 1995). Αρκεί

να αναλογιστεί κανείς πως περισσότερο από το 60% του καθαρού βάρους του εγκεφάλου των ιχθύων είναι λίπος, το οποίο στην πλειονότητά του αποτελείται από 22:6ω-3. Αυτή η δομική σημασία και λειτουργία του 22:6ω-3 έχει επιπτώσεις στη διατροφή των ιχθυδίων, καθώς μια έλλειψη του συγκεκριμένου λιπαρού οξέος στην τροφή τους επιφέρει μειωμένη ανάπτυξη του νευρικού συστήματος και της οράσεώς τους με αρνητικές επιδράσεις στη συμπεριφορά και στην ίδια την επιβίωσή τους (Sargent et al., 1999b). Παρομοίως, η διατροφική σημασία του 22:6ω-3 είναι εξίσου σπουδαία και για τη διατροφή του ίδιου του ανθρώπου κατά τη διάρκεια της πρώιμης βρεφικής ηλικίας του που αποτελεί την κρίσιμη περίοδο της ταχείας ανάπτυξης του εγκεφάλου (Uauy et al., 2003). Πράγματι, πολλές ψυχιατρικές διαταραχές, όπως, π.χ., η σχιζοφρένεια, σχετίζονται με διαταραχές στο μεταβολισμό των φωσφολιπιδίων του εγκεφάλου και των υπευθύνων C<sub>20</sub> και C<sub>22</sub> ΠΛΟ (Young and Conquer, 2005). Αντίστοιχα, η κατανάλωση ιχθυέλαιων, τα οποία περιέχουν υψηλά επίπεδα 22:6ω-3, έχει θετικές επιδράσεις σε τέτοιες ψυχιατρικές διαταραχές (Young and Conquer, 2005).

Μια επιπλέον λειτουργία των C<sub>20</sub> ΠΛΟ, και συγκεκριμένα των 20:4ω-6 και 20:5ω-3, είναι ότι αυτά αποτελούν τις πρόδρομες ουσίες για τη σύνθεση μίας ομάδας ορμονών που ονομάζονται *εικοσανοειδείς ενώσεις*, οι οποίες εμπλέκονται σε μια πληθώρα μεταβολικών λειτουργιών των κυττάρων (Bell et al., 1986). Οι εικοσανοειδείς ενώσεις περιλαμβάνουν κάποιες κυκλικές ενώσεις, όπως είναι οι *προσταγλανδίνες*, οι *προστακυκλίνες* και τα *θρομβοξάνια*, οι οποίες παράγονται από τη δράση των κυκλοοξυγενασών στα C<sub>20</sub> ΠΛΟ, και κάποιες μη διακλαδισμένες ενώσεις, όπως οι *λευκοτριένες* και οι *λιποξίνες*, οι οποίες παράγονται από τη δράση των λιποξυγενασών στα C<sub>20</sub> ΠΛΟ. Η παραγωγή των εικοσανοειδών είναι μια φυσιολογική διεργασία που συμβαίνει σε όλα τα κύτταρα του σώματος ως αντίδραση του οργανισμού, όταν αυτός βρίσκεται σε κατάσταση καταπόνησης. Η δράση αυτών των ενώσεων εμπλέκεται σε μια πληθώρα φυσιολογικών διεργασιών του οργανισμού, όπως στη μεταφορά ιόντων στις κυτταρικές μεμβράνες, στη θρόμβωση του αίματος, στις αντιδράσεις του ανοσοποιητικού συστήματος, στον έλεγχο της φλεγμονής, στον έλεγχο του καρδιαγγειακού τόνου, στη σύσπασση των μυϊκών ινών των βρόγχων, στην έκκριση γαστρικού υγρού και στην έναρξη της αναπαραγωγικής διαδικασίας μεταξύ άλλων. Ωστόσο, η υπερβολική παραγωγή εκείνων των εικοσανοειδών που παράγονται από το 20:4ω-6 (προφλεγμονώδη εικοσανοειδή) συχνά οδηγεί σε παθολογικές καταστάσεις.

Αντίθετα, τα εικοσανοειδή που παράγονται από το 20:5ω-3 είναι αντιφλεγμονώδεις ορμόνες. Οι μεταβολικοί πρόδρομοι των εικοσανοειδών, δηλαδή το 20:4ω-6 και το 20:5ω-3, ανταγωνίζονται μεταξύ τους για τη χρησιμοποίηση των ίδιων ενζύμων που παράγουν τις αντίστοιχες εικοσανοειδείς ενώσεις, με αποτέλεσμα η αναλογία 20:4ω-6/20:5ω-3 να καθορίζει την παραγωγή φλεγμονωδών και αντιφλεγμονωδών εικοσανοειδών στις κυτταρικές μεμβράνες. Η αναλογία 20:4ω-6/20:5ω-3 στις κυτταρικές μεμβράνες με τη σειρά της καθορίζεται από την ίδια την πρόσληψη των ω-6 και ω-3 ΠΛΟ μέσω της τροφής. Με άλλα λόγια, η εξισορρόπηση της δράσης των εικοσανοειδών, που απορρέει από τα απαραίτητα λιπαρά οξέα μακράς αλυσίδας των ω-3 και ω-6 ομάδων, καθορίζει την κατάσταση της ευεξίας ενός οργανισμού. Στις μέρες μας, υπάρχουν πλέον πειστικές αποδείξεις ότι διάφορα καρδιαγγειακά νοσήματα και φλεγμονώδεις καταστάσεις στον ανθρώπινο οργανισμό οφείλονται στην υπερβολική πρόσληψη του 18:2ω-6 μέσω της τροφής, σε σχέση με την πρόσληψη του 18:3ω-3, το οποίο βιοσυνθέτει υψηλά επίπεδα 20:4ω-6 στον οργανισμό και που με τη σειρά του παράγει υπερβολικά επίπεδα των φλεγμονωδών εικοσανοειδών ορμονών (Innis, 1991). Η πρόσληψη του 20:5ω-3 μέσω της τροφής μπορεί να μετριάσει την υπερβολική παραγωγή των προαναφερόμενων ενώσεων και έτσι το συγκεκριμένο λιπαρό οξύ θεωρείται ευεργετικό για την ανθρώπινη υγεία.

Τα λιπίδια και τα λιπαρά οξέα έχουν επίσης σημαντικές επιδράσεις στην αναπαραγωγική απόδοση των ιχθύων και των καρκινοειδών. Τα λιπίδια χρησιμοποιούνται από τον οργανισμό ως πλούσιες πηγές ενέργειας κατά την εμβρυογένεση, και ιδιαίτερα κατά τα τελευταία στάδια αυτής πριν από την εκκόλαψη. Τα 20:5ω-3 και 22:6ω-3 αποτελούν τα δύο αφθονότερα λιπαρά οξέα του λίπους των αυγών των περισσότερων ιχθύων. Έτσι, λοιπόν, τα συγκεκριμένα λιπαρά οξέα επηρεάζουν σε αξιοσημείωτο βαθμό διάφορα ποιοτικά χαρακτηριστικά των αυγών, όπως, για παράδειγμα, τον παραγόμενο αριθμό αυγών ανά κιλό βάρους γεννήτορα, το ποσοστό εκκόλαψής τους και το ποσοστό επιβίωσης των ιχθυοσυμφών (Rainuzzo et al., 1997). Επιπρόσθετα, το 20:4ω-6 ως το κύριο λιπαρό οξύ της φωσφατιδυλο-ινοσιτόλης και μεταβολικός πρόδρομος της προσταγλανδίνης E<sub>2</sub>, διεγείρει την παραγωγή στεροειδών ορμονών από τις ωοθήκες και τους όρχεις, ενώ επίσης πιστεύεται ότι εμπλέκεται στην ανάπτυξη του ανοσοποιητικού συστήματος του εμβρύου, στην αποδοτικότητα της εκκόλαψης και στην ανάπτυξη των λεκιθοφόρων ιχθυοειδών (Sorbera et al., 1998· Bell and Sargent, 2003).

Όπως προαναφέρθηκε, τα *απαραίτητα λιπαρά οξέα* χρειάζονται στο ζωικό οργανισμό για την φυσιολογική του ανάπτυξη και την αναπαραγωγή του. Μια διαιτητική έλλειψη σε αυτά προκαλεί διάφορες παθολογικές καταστάσεις και πολλές φορές αποβαίνει σε θάνατο. Παλαιότερες μελέτες σε διάφορα είδη ιχθύων έχουν δείξει πως η διαιτητική έλλειψη οδήγησε σε φτωχή αύξηση του σωματικού βάρους και χαμηλό συντελεστή μετατρεψιμότητας της τροφής (Castell et al., 1972· Kanazawa et al., 1980). Ιχθύδια ρέγγας (*C. harengus*) που διατράφηκαν με σιτηρέσια φτωχά σε 22:6ω-3 παρουσίασαν μειωμένη όραση και αντίληψη σύλληψης της τροφής σε συνθήκες χαμηλού φωτισμού (Bell et al., 1995). Η διαιτητική έλλειψη των απαραίτητων λιπαρών οξέων οδήγησε επίσης στον εκφυλισμό και στη σήψη των πτερυγίων της ιριδιζουσας πέστροφας (*O. mykiss*) και του καλκανιού (*S. maximus*) (Castell et al., 1972· Bell et al., 1985), ενώ επίσης σχετίζεται και με τον εκφυλισμό του χρωματισμού αυτών των ειδών (Sargent et al., 1999a). Άλλα κοινά συμπτώματα στους ιχθύς είναι η αχρωμία και η υπερπλασία του ήπατος και της καρδιάς, η μείωση της αιμογλοβίνης στο αίμα, η υπερβολική ενυδάτωση του μυϊκού ιστού και του εντέρου κ.ά. (Castell et al., 1972). Σχετικά με την αναπαραγωγική απόδοση, η διαιτητική έλλειψη των απαραίτητων λιπαρών οξέων οδηγεί σε μειωμένο αριθμό παραγόμενων αυγών, μειωμένο συντελεστή εκκόλαψης και γέννηση ιχθυονυμφών με δυσμορφίες (Watanabe et al., 1984).

## 5.7 Διαιτητικές απαιτήσεις σε λιπαρά οξέα

Οι ζωτικής σημασίας λειτουργίες των ω-3 και ω-6 ΠΛΟ, και ιδιαίτερα των C<sub>20</sub> και C<sub>22</sub> ΠΛΟ αυτών των ομάδων που περιγράφηκαν παραπάνω, υποδεικνύουν και την αναγκαιότητα αυτών των λιπαρών οξέων στη διατροφή όλων των σπονδυλόζωων, συμπεριλαμβανομένων των ιχθύων, των καρκινοειδών αλλά και του ίδιου του ανθρώπου (Innis, 1991· Sargent et al., 1995). Παρά το γεγονός ότι τα πολυακόρεστα λιπαρά οξέα είναι απαραίτητα, τα σπονδυλόζωα αδυνατούν να τα συνθέσουν ενδογενώς και επομένως είναι υποχρεωμένα να τα λαμβάνουν αυτούσια από την τροφή τους. Στην περίπτωση των ιχθύων, οι διαιτητικές τους απαιτήσεις σε συγκεκριμένα πολυακόρεστα λιπαρά οξέα εξαρτώνται από μια πολύπλοκη συσχέτιση μεταξύ των γονιδίων τους και της τροφής τους και συγκεκριμένα εξαρτάται από την ικανότητα του κά-

θε είδους στο να βιοσυνθέσει τα βιοχημικά πιο ενεργά  $C_{20}$  και  $C_{22}$  ΠΛΟ από τα αντίστοιχα  $C_{18}$  ΠΛΟ (Sargent et al., 2002). Όπως περιγράφηκε παραπάνω, η ικανότητα των ιχθύων να βιοσυνθέσουν τα  $C_{20}$  και  $C_{22}$  ΠΛΟ εξαρτάται από το ίδιο το είδος με μια γενική διαφοροποίηση μεταξύ των ειδών των εσωτερικών υδάτων και αυτών της θάλασσας. Έτσι, λοιπόν, για εκείνα τα είδη (κυρίως θαλάσσια είδη) που αδυνατούν να βιοσυνθέσουν τα  $C_{20}$  και  $C_{22}$  ΠΛΟ (δηλαδή τα 20:5ω-3, 22:6ω-3 και 20:4ω-6) από τους  $C_{18}$  μεταβολικούς τους προδρόμους (δηλαδή τα 18:3ω-3 και 18:2ω-6), «απαραίτητα λιπαρά οξέα» για τη διατροφή τους θεωρούνται τα 20:5ω-3, 22:6ω-3 και 20:4ω-6. Στα είδη εκείνα (κυρίως είδη των εσωτερικών υδάτων) που δείχνουν ικανά να βιοσυνθέσουν τα  $C_{20}$  και  $C_{22}$  ΠΛΟ από τους  $C_{18}$  μεταβολικούς τους προδρόμους, τόσο τα 18:3ω-3 και 18:2ω-6, όσο και τα τελικά προϊόντα των βιοσυνθέσεων (20:5ω-3, 22:6ω-3 και 20:4ω-6) αποτελούν τα απαραίτητα λιπαρά οξέα για τη διατροφή τους, με τη διαφορά ότι τα τελευταία είναι περισσότερο αποτελεσματικά σε σχέση με τα  $C_{18}$  ομόλογά τους.

Εφόσον καθοριστούν οι παραπάνω ποιοτικές απαιτήσεις των ειδών σε απαραίτητα λιπαρά οξέα, ο προβληματισμός πλέον είναι σε τι ποσότητες θα πρέπει αυτά να συμπεριληφθούν στην τροφή τους. Ο ακριβής προσδιορισμός των ποσοτικών αναγκών σε κάθε ένα από τα απαραίτητα λιπαρά οξέα είναι ιδιαίτερα δυσχερές. Η δυσκολία στο να ορίσουμε τις ποσοτικές απαιτήσεις των ειδών στα απαραίτητα λιπαρά οξέα έγκειται στις ανταγωνιστικές αντιδράσεις που συμβαίνουν στο μεταβολισμό των πολυακόρεστων λιπαρών οξέων. Αναφέρθηκε προηγουμένως πως μεταξύ των διαφορετικών ομάδων ω-3, ω-6 αλλά και της ω-9 ομάδας συμβαίνουν ανταγωνιστικές δράσεις για τη χρησιμοποίηση των ίδιων ενζύμων που καταλύουν τη βιοσύνθεση των  $C_{20}$  και  $C_{22}$  ΠΛΟ. Ανταγωνισμός, επίσης, συμβαίνει και μεταξύ των δράσεων των διαφορετικών εικοσανοειδών που παράγονται από το 20:4ω-6 και το 20:5ω-3. Επιπρόσθετα, ανταγωνισμός συμβαίνει και μεταξύ των ίδιων των  $C_{20}$  και  $C_{22}$  ΠΛΟ, όπου μια υπέρμετρη πρόσληψη ενός συγκεκριμένου ΠΛΟ εις βάρος ενός άλλου, όπως, για παράδειγμα, υψηλή πρόσληψη του 20:5ω-3 και χαμηλή πρόσληψη του 22:6ω-3, θα δημιουργήσει υψηλά επίπεδα του 20:5ω-3 εις βάρος του 22:6ω-3 στα φωσφολιπίδια των διαφόρων ιστών του οργανισμού. Περαιτέρω, η επιλεκτική β-οξειδωση ορισμένων ΠΛΟ έναντι άλλων για την παραγωγή μεταβολικής ενέργειας επίσης καθορίζει τη σύσταση των λιπαρών οξέων στους ιστούς του οργανισμού και ανάλογα επηρεάζει τις ποσότητες που απαιτούνται μέσω της τροφής.

Γίνεται λοιπόν κατανοητό πως, για να ορίσουμε τις ακριβείς ποιοτικές και ποσοτικές απαιτήσεις των διαφόρων ειδών των ιχθύων και των καρκινοειδών σε απαραίτητα λιπαρά οξέα, χρειάζεται να λάβουμε υπόψη, όχι μόνο τις απόλυτες ποσότητες αυτών και τις μεταξύ τους αναλογίες στην τροφή, αλλά και τις εκ γενετής ικανότητες των οργανισμών να μεταβολίζουν αυτά τα λιπαρά οξέα, είτε αναβολικά είτε καταβολικά (Sargent et al., 2002). Παρακάτω συνοψίζονται τα αποτελέσματα διαφόρων ερευνών για τις διαιτητικές απαιτήσεις των ειδών σε απαραίτητα λιπαρά οξέα ανάλογα με το υδάτινο περιβάλλον στο οποίο διαβιούν (θάλασσα ή εσωτερικά ύδατα) και το στάδιο ανάπτυξης τους (νύμφη, ιχθύδιο, ενήλικο άτομο, γεννήτορας).

### 5.7.1 Θαλάσσια είδη ιχθύων

Για τα θαλάσσια είδη ιχθύων, οι διαιτητικές απαιτήσεις τους σε απαραίτητα λιπαρά οξέα ικανοποιούνται μέσω των C<sub>20</sub> και C<sub>22</sub> ΠΛΟ της τροφής, δηλαδή των 20:5ω-3, 22:6ω-3 και 20:4ω-6, με τις απαιτήσεις σε ω-3 ΠΛΟ να είναι υψηλότερες από εκείνες σε ω-6 ΠΛΟ (Sargent et al., 2002). Αυτό είναι λογικό αν σκεφτεί κανείς πως στη θαλάσσια τροφική αλυσίδα δεσπόζουν τα 20:5ω-3 και 22:6ω-3, προερχόμενα από το θαλάσσιο φυτοπλαγκτόν και ζωοπλαγκτόν, με τα 18:3ω-3 και 18:6ω-6 να βρίσκονται σε πολύ μικρότερα ποσά (Sargent et al., 1995). Επίσης, πολλά θαλάσσια είδη ιχθύων, συμπεριλαμβανομένων των εκτρεφόμενων, είναι σαρκοφάγα-ιχθυοβόρα όπου η τροφή τους (μικρότερα ψάρια, μαλάκια κλπ.) είναι άφθονη σε 20:5ω-3 και 22:6ω-3. Επομένως, τα σαρκοφάγα θαλάσσια είδη δεν έχουν την ανάγκη ούτε είναι αποτελεσματικά στο να βιομετατρέψουν το 18:3ω-3 της τροφής τους σε 20:5ω-3 και 22:6ω-3 και πιθανώς αυτή η φαινομενική «ανικανότητα» να έχει προέλθει μέσω της εξελικτικής πορείας τους. Ακόμα και τα χορτοφάγα θαλάσσια είδη, όπως, π.χ., το μυξινάρι (*Lisa aurata*), έχουν μια περιορισμένη ικανότητα για τις συγκεκριμένες βιομετατροπές (Mourente και Tocher, 1993a). Η αφθονία των 20:5ω-3 και 22:6ω-3 στο θαλάσσιο φυτοπλαγκτόν διασφαλίζει ότι ακόμα και τα χορτοφάγα θαλάσσια είδη προσλαμβάνουν ικανές ποσότητες αυτών των λιπαρών οξέων μέσω της τροφής τους και επομένως έχουν μικρή ή μηδαμινή ανάγκη να βιομετατρέψουν τα C<sub>18</sub> στα C<sub>20</sub> και C<sub>22</sub> ΠΛΟ. Συμπερασματικά λοιπόν για τα θαλάσσια είδη, και ειδικότερα για τα εκτρεφόμενα είδη, όπως η τσιπούρα (*Sparus aurata*) και το



λαβράκι (*Dicentrarchus labrax*), τα απαραίτητα λιπαρά οξέα στη διατροφή τους είναι τα 20:5ω-3, 22:6ω-3 και 20:4ω-6.

#### 5.7.1.1 Στάδια ιχθυονύμφης και ατελούς ιχθυδίου

Η διατροφή των θαλάσσιων ιχθύων στα στάδια της ιχθυονύμφης (fish larvae) και του ατελούς ιχθυδίου (early juvenile) αποτελεί ένα «βραχνά» για τις υδατοεκτροφές εξαιτίας του μικρού στοματικού μεγέθους τους και του όχι καλά ανεπτυγμένου πεπτικού τους συστήματος. Είναι πρακτικά δύσκολο στην τεχνολογία των ιχθυοτροφών να παρασκευασθούν πλήρως ισορροπημένες τεχνητές τροφές (σύμπληκτα) που να έχουν μέγεθος μικρότερο από το άνοιγμα του στόματος των ιχθύων στα συγκεκριμένα στάδια ανάπτυξής τους. Ακόμα και στην εποχή μας, η έρευνα για την παραγωγή μικρού μεγέθους συμπληκτων για τη διατροφή των ιχθύων στα στάδια αυτά είναι περιορισμένη. Όμως, και στις περιπτώσεις που έχει επιλυθεί το πρόβλημα παραγωγής μικρού μεγέθους συμπληκτων για κάποια εκτρεφόμενα είδη, οι ιχθυονύμφες δεν τα αποδέχονται εύκολα, κυρίως διότι προτιμούν να συλλαμβάνουν τη λεία τους κινούμενη. Μια επιπρόσθετη δυσχέρεια είναι ότι οι ιχθυονύμφες κολυμπούν και τρέφονται επιφανειακά, ενώ τα μικρού μεγέθους σύμπληκτα καταβυθίζονται γρήγορα με αποτέλεσμα την απώλειά τους στον πάτο της δεξαμενής. Ως εκ τούτου, η διατροφή των ιχθυονυμφών στις υδατοεκτροφές βασίζεται στην πρόσληψη «ζωντανής τροφής» (ζωοπλαγκτονικά είδη) ωστόσο τα ιχθύδια να μεγαλώσουν τόσο ώστε να αποδέχονται τα σύμπληκτα. Εξαιτίας της φτωχής αποδοχής των τεχνητών τροφών από τις ιχθυονύμφες και τα ατελή ιχθύδια, με τη διατροφή τους να βασίζεται στην πρόσληψη ζωντανής τροφής, ο καθορισμός των διαιτητικών τους απαιτήσεων σε απαραίτητα λιπαρά οξέα είναι δυσχερής, αν και η έρευνα σε αυτόν τον τομέα έχει εντατικοποιηθεί τα τελευταία χρόνια.

Στις μέρες μας στις υδατοεκτροφές χρησιμοποιούνται διάφοροι θαλάσσιοι ζωοπλαγκτονικοί οργανισμοί στη διατροφή των ιχθυονυμφών. Οι πιο κοινοί είναι οι διάφορες ποικιλίες του τροχόζωου είδους *Brachionus* και η μικροσκοπική γαρίδα των υπεράλμυρων νερών *Artemia salina*, με τα τροχόζωα να χορηγούνται, λόγω του μικρότερου μεγέθους τους, στα πρώτα στάδια ανάπτυξης των ιχθυονυμφών και την *Artemia* στα μεταγενέστερα στάδια ανάπτυξης τους. Ωστόσο, η *Artemia* είναι διατροφικά μια «φτωχή» τροφή για

τα θαλάσσια είδη ιχθύων, διότι γενικά είναι ελλιπής σε 20:5ω-3 και 22:6ω-3, αν και πλούσια σε 18:3ω-3. Βέβαια, υπάρχουν κάποια είδη *Artemia* που περιέχουν ικανοποιητικά ποσά 20:5ω-3, αλλά αυτά τα είδη και πάλι είναι ελλιπή σε 22:6ω-3, εξαιτίας της προδιάθεσης που δείχνουν στο να ξαναμετατρέπουν το 22:6ω-3 σε 20:5ω-3 (Navarro et al., 1999). Επομένως, η κοινή πρακτική που εφαρμόζεται στους ιχθυογεννητικούς σταθμούς είναι ο εμπλουτισμός της *Artemia* με 20:5ω-3 και 22:6ω-3 πριν από τη χορήγησή της για σίτιση των ιχθυοσυμφών. Μία μέθοδος εμπλουτισμού της *Artemia* και του *Brachionus* sp. είναι η εκτροφή αυτών με κατάλληλα φυτοπλαγκτονικά είδη πλούσια σε 20:5ω-3 ή 22:6ω-3. Για παράδειγμα, η διατροφή με θαλάσσια *Chlorella* ή διάτομα του είδους *Tetraselmis* που είναι πλούσια σε 20:5ω-3, ή κάποια *Prymnesiophyta* όπως το *Nannochloropsis* sp. και το *Isochrysis galbana* που είναι πλούσια σε 22:6ω-3, έχει δείξει ότι αυξάνει τα επίπεδα αυτών των λιπαρών οξέων στα τροχόζωα (Reitan et al., 1997). Πάντως, αυτοί οι εμπλουτισμοί είναι λιγότερο αποτελεσματικοί στην αύξηση του 22:6ω-3 των προνυμφών (ναυπλίων) της *Artemia*. Ούτως ή άλλως, η κοινή πρακτική στους ιχθυογεννητικούς σταθμούς είναι η εκτροφή των ιχθυοσυμφών σε δεξαμενές που περιέχουν ένα ή περισσότερα συγκεκριμένα είδη φυτοπλαγκτόν μαζί με *Brachionus* sp., αρχικώς, και ναύπλιους *Artemia*, μετέπειτα. Με αυτόν τον τρόπο, ωστόσο, η ικανοποίηση των αναγκών σε απαραίτητα λιπαρά οξέα των ιχθυοσυμφών παραμένει εμπειρική, μιας και είναι δύσκολο να ελεγχθεί κανείς τα επίπεδα αυτών στο φυτοπλαγκτόν και στη ζωντανή τροφή, καθώς αυτά μεταβάλλονται με το χρόνο και τον κύκλο ζωής τους.

Την τελευταία δεκαετία έχουν αναπτυχθεί διάφορες τεχνικές απευθείας εμπλουτισμού της *Artemia* και του *Brachionus* sp. με χρησιμοποίηση ελαίων πλούσιων σε 20:5ω-3 και 22:6ω-3. Αυτές οι τεχνικές βασίζονται στην επώαση, για ένα μικρό χρονικό διάστημα (συνήθως μία ημέρα) των ναυπλίων *Artemia* και του *Brachionus* sp. σε καλλιεργητικό μέσο που περιέχει αυτά τα έλαια, με αποτέλεσμα ο εμπλουτισμός τους με πολυακόρεστα λιπαρά οξέα να γίνεται ενδοσωματικά (βιο-εγκλεισμός, *bio-encapsulation*). Διάφορα τέτοια «μείγματα εμπλουτισμού» χρησιμοποιούνται σε διατροφικά πειράματα και στην παραγωγή σε ιχθυογεννητικούς σταθμούς, όπως, π.χ., μείγματα τριακυλογλυκερολών διαφόρων ιχθυέλαιων, μείγματα τριακυλογλυκερολών με λεκιθίνη σόγιας, συμπυκνώματα αιθυλικού και μεθυλικού 20:5ω-3 και 22:6ω-3, συνθετικές μικροκάψουλες και αποξηραμένοι θαλάσσιοι μύκητες μεταξύ άλλων.



Με τη χρησιμοποίηση κυρίως των εμπλουτισμένων ζωντανών τροφών αλλά και των μικρο-συμπληκτών, έχουν καθοριστεί οι απαιτήσεις σε απαραίτητα λιπαρά οξέα κατά τα πρώτα στάδια ανάπτυξης των ιχθύων διαφόρων θαλάσσιων ειδών (Πίνακας 5.3). Αν και ακόμα υπάρχουν διαφοροποιήσεις στα αποτελέσματα μεταξύ των διαφόρων σχετικών πειραμάτων, μια γενική εκτίμηση είναι ότι οι ποσοτικές απαιτήσεις των ιχθυονυμφών των θαλάσσιων ειδών σε 20:5ω-3 και 22:6ω-3 είναι γενικά υψηλότερες από τις αντίστοιχες των ενήλικων ατόμων. Επιπρόσθετα, οι απαιτήσεις των ιχθυονυμφών σε 22:6ω-3 είναι συνήθως υψηλότερες από τις απαιτήσεις τους σε 20:5ω-3. Για παράδειγμα, η άριστη αναλογία προσθήκης του 22:6ω-3 και του 20:5ω-3 στο σιτηρέσιο της τσιπούρας (*S. aurata*) στο στάδιο της ιχθυονύμφης είναι 2/1 (Rodriguez et al., 1998), ενώ είναι χαμηλότερη από 1 στο στάδιο των ενήλικων ατόμων (Ibeas et al., 1997). Επίσης, νύμφες του είδους *Sciaenops ocellatus* που ταϊστήκαν με σιτηρέσιο που περιείχε τέσσερις φορές περισσότερο 22:6ω-3 από ό,τι 20:5ω-3 είχαν καλύτερη ανθεκτικότητα στις καταπονήσεις (Brinkmeyer and Holt, 1998). Ένας λόγος που το 22:6ω-3 απαιτείται σε μεγαλύτερα ποσά από ό,τι το 20:5ω-3 είναι η σημασία του πρώτου στην ανάπτυξη των ιστών των οφθαλμών και του εγκεφάλου κατά τα πρώτα στάδια της ζωής των ιχθύων, όπως έχει αποδειχθεί από μελέτες με το λαβράκι (*D. labrax*), την τσιπούρα (*S. aurata*) και τη ρέγγα (*C. harengus*) (Bell et al., 1995· Navarro et al., 1997· Mourente and Tocher, 1993b). Για παράδειγμα, ιχθύδια ρέγγας (*C. harengus*) που διατράφηκαν με σιτηρέσια φτωχά σε 22:6ω-3 είχαν μειωμένη ικανότητα πρόσληψης τροφής και μη φυσιολογική κολύμβηση (Bell et al., 1995). Επομένως, η χορήγηση επισφαλών ποσοτήτων 22:6ω-3 στη διατροφή των ατελών ιχθυοδίων για την ανάπτυξη των παραπάνω ιστών είναι ύψιστης σημασίας. Η χορήγηση του 22:6ω-3 έχει αποδειχθεί ότι είναι απαραίτητη στη διατροφή των ιχθυονυμφών και για το φυσιολογικό χρωματισμό των πλατύψαρων *Scophthalmus maximus* και *Paralichthys olivaceus* (Estevez et al., 1997).

Πέραν των απαιτήσεων σε 22:6ω-3 και 20:5ω-3, πρόσφατες μελέτες έχουν αναδείξει τη σημασία, και ίσως και την αναγκαιότητα, του 20:4ω-6 στην ανάπτυξη και επιβίωση των θαλάσσιων ιχθυονυμφών (Estevet et al., 1999· Bessonart et al., 1999). Ωστόσο, ακόμα δεν έχουν εκτιμηθεί ποιες είναι οι άριστες ποσοτικές απαιτήσεις τους σε 20:4ω-6, ούτε επίσης είναι σαφές με ποιον μηχανισμό αυτό το λιπαρό οξύ ενισχύει την ανάπτυξη. Στα θηλαστικά, για παράδειγμα, έχει δειχθεί πως η προσταγλανδίνη PGF<sub>2α</sub> που παράγεται από το 20:4ω-6 ενισχύει τη δημιουργία μυϊκών ινών, ενώ η επίσης πα-

ραγόμενη από το 20:4ω-6 προσταγλανδίνη PGE<sub>2</sub> περιορίζει τη δημιουργία μυϊκών ινών (Palmer, 1990). Πιθανώς η αυξητική δράση του 20:4ω-6 στους ιχθύς να καθορίζεται από την ισορροπία των δύο αυτών προσταγλανδινών. Οι Rodriguez et al., (1994a) έδειξαν πως η χορήγηση μικρών ποσών του 20:4ω-6 σε ιχθυονύμφες τσιπούρας (*S. aurata*) αύξησε την ανάπτυξή τους, ενώ οι Ishizaki et al., (1998) ανέφεραν πως μεγάλες δόσεις του συγκεκριμένου λιπαρού οξέος (4% του σωματικού βάρους της *Artemia*) όχι μόνο περιορίσαν την ανάπτυξη των ιχθυονυμφών του μαγιάτικου (*Seriola dumerili*), αλλά αύξησαν και τη θνησιμότητά τους. Οι Zheng et al., (1996) δεν βρήκαν καμία επίδραση του 20:4ω-6 στην ανάπτυξη και επιβίωση των ιχθυονυμφών του γάδου (*G. morhua*). Είναι πιθανό πως η επίδραση του 20:4ω-6 στη διατροφή των ιχθυονυμφών να επηρεάζεται από τις συγχορηγούμενες ποσότητες των 20:5ω-3 και 22:6ω-3, μιας και υπάρχει μεταβολικός ανταγωνισμός μεταξύ αυτών των λιπαρών οξέων. Όταν χορηγήθηκε τροφή με καθορισμένα επίπεδα των 20:5ω-3 και 22:6ω-3, η συμμετοχή 1-1,5% του 20:4ω-6 επί του σιτηρεσίου αύξησε την ανάπτυξη των ιχθυονυμφών της τσιπούρας (*S. aurata*, Bessonart et al., 1999) και της ιαπωνικής χωματίδας (*P. olivaceus*, Estevez et al., 1997).

#### 5.7.1.2 Στάδια ιχθυοδίου και ενήλικου ατόμου

Για τα περισσότερα είδη θαλάσσιων ιχθύων που έχουν μελετηθεί έως σήμερα, όπως, π.χ., η τσιπούρα (*S. aurata*), το λαβράκι (*D. labrax*), το καλκάνι (*S. maximus*) και το φαγκρί (*P. pagrus*), οι απαιτήσεις των ιχθυοδίων (juveniles) και των ενήλικων ατόμων (adults) στα απαραίτητα λιπαρά οξέα ικανοποιούνται μέσω των 20:5ω-3 και 22:6ω-3 με ένα επίπεδο της τάξης του 1% ή και λιγότερο επί της ξηρής ουσίας του σιτηρεσίου (Πίνακας 5.3). Για πολλά άλλα θαλάσσια είδη που παράγονται εντατικά σε υδατοεκτροφές, όπως ο γάδος (*G. morhua*), η ιππόγλωσσα (*Hippoglossus hippoglossus*) και τα διάφορα είδη γλώσσας, οι απαιτήσεις τους παραμένουν αδιευκρίνιστες. Όπως συμβαίνει και στο στάδιο της ιχθυονύμφης, οι ποσοτικές απαιτήσεις σε απαραίτητα λιπαρά οξέα των ιχθυοδίων και των ενήλικων ατόμων εξαρτώνται από τη σύσταση της τροφής σε ΠΛΟ, και ιδιαίτερα από την αναλογία 22:6ω-3/20:5ω-3. Για παράδειγμα, όταν η αναλογία 22:6ω-3/20:5ω-3 στην τροφή είναι ίση με 0,5, η τσιπούρα (*S. aurata*) απαιτεί ολικά ω-3 ΠΛΟ

σε επίπεδο ίσο με το 1,9 % επί της ξηρής ουσίας του σιτηρεσίου (Ibeas et al., 1994), ενώ όταν η αναλογία 22:6ω-3/20:5ω-3 στην τροφή είναι ίση με 1, οι απαιτήσεις του είδους για ω-3 ΠΛΟ είναι μόλις 0,9% του σιτηρεσίου (Kalogeropoulos et al. 1992).

Σχετικά με τις ποσοτικές απαιτήσεις των θαλάσσιων ιχθυδίων και ενήλικων ιχθύων σε 20:4ω-6, αυτές παραμένουν αδιευκρίνιστες κεντρίζοντας το ενδιαφέρον των ερευνητών. Σε μία μελέτη των Bell and Sargent (2003) με τέλεια ιχθύδια καλκανιού (*S. maximus*) παρατηρήθηκε ότι η χορήγηση αποκλειστικά και μόνο 20:4ω-6 οδήγησε σε καλύτερη ανάπτυξη και επιβίωση από ό,τι η συγχορήγηση του 20:4ω-6 με 22:6ω-3 ή η αποκλειστική χορήγηση μόνο του 22:6ω-3. Τα αποτελέσματα αυτά κατέδειξαν την αναγκαιότητα του 20:4ω-6 για την ομαλή ανάπτυξη των ιχθυδίων των θαλάσσιων ειδών. Περαιτέρω, το 20:4ω-6 και οι παραγόμενες από αυτό προσταγλανδίνες 2ης σειράς φαίνεται ότι υποβοηθούν την προσαρμοστικότητα των ιχθύων κατά τη μετανάστευση από τα εσωτερικά στα θαλάσσια ύδατα (Tocher et al., 2000). Αυτό είναι πολύ σημαντικό για κάποια εκτρεφόμενα είδη, όπως, π.χ., ο σολομός του Ατλαντικού (*S. salar*), όπου κατά τη μεταφορά του για εκτροφή σε θαλάσσιους ιχθυοκλωβούς, ένα μεγάλο ποσοστό (έως και 10%) αποτυγχάνει να προσαρμοστεί και να επιβιώσει. Οι τεχνητές τροφές που χορηγούνται επί του παρόντος στο σολομό (*S. salar*) περιέχουν κατά βάση ιχθυάλευρα και ιχθυέλαια που είναι φτωχά σε 20:4ω-6. Προφανώς, αυτές οι απώλειες είναι αντιοικονομικές, οπότε μια πιο επιτυχημένη προσαρμογή των σολομών στη θάλασσα μέσω της διατροφής τους με άριστες ποσότητες 20:4ω-6 θα είχε μεγάλο εμπορικό ενδιαφέρον. Ο ρόλος του 20:4ω-6 στη διατροφή των καρκινοειδών επίσης χρήζει περαιτέρω διερεύνησης. Στον κάβουρα (*Scylla paramamosain*) αποδείχθηκε ότι η διατροφή του με φυτοπλαγκτόν πλούσιο σε 20:4ω-6 βελτίωσε τον ρυθμό ανάπτυξης και την επιτυχία έκδυσής του (Nghia et al., 2001).

### 5.7.1.3 Στάδιο γεννητόρων

Τα λιπίδια που περιέχονται στα αυγά των ιχθύων και των καρκινοειδών θα πρέπει να ικανοποιούν τις απαιτήσεις σε απαραίτητα λιπαρά οξέα των εμβρύων και μετέπειτα των λεκιθοφόρων ιχθυδίων, μέχρι αυτά να είναι ικανά να προσλαμβάνουν την τροφή τους από μόνα τους. Η σύσταση σε λιπα-

ρά οξέα των αυγών των θαλασσιών ειδών ιχθύων διαφέρει από είδος σε είδος και ποικίλλει κατά τη διάρκεια ενός αναπαραγωγικού κύκλου (Evans et al., 1996). Γενικά πάντως, τα ολικά λιπίδια που περιέχονται στα αυγά των περισσότερων θαλάσσιων ειδών, όπως η ρέγγα (*C. harengus*), ο γάδος (*G. morhua*), ο μερλάγκος (*Merlangus merlangus*) το καλκάνι (*S. maximus*), η γλώσσα της Σενεγάλης (*Solea senegalensis*) και η συναγρίδα (*Dentex dentex*) είναι πλούσια σε 20:5ω-3 και 22:6ω-3, και μάλιστα σε ποσά μεγαλύτερα από ό,τι σε άλλους ιστούς, όπως, π.χ., το μυϊκό ιστό και το ήπαρ (Evans et al., 1996). Αυτό προφανώς οφείλεται στη σημασία που έχουν κάποια λιπαρά οξέα (όπως, π.χ., τα 20:5ω-3 και 22:6ω-3) αλλά και ομάδες λιπιδίων (όπως, π.χ., η φωσφατιδυλο-χολίνη που είναι πλούσια σε 20:5ω-3 και 22:6ω-3) στη λειτουργία των γαμετών. Εξάλλου, τα λιπίδια των αυγών των ιχθύων αποτελούνται κατά 60-90% από πολικά λιπίδια και ιδιαίτερα φωσφατιδυλική χολίνη, εθаноλαμίνη, σερίνη και ινοσιτόλη, και τα οποία αποτελούνται από υψηλά ποσοστά σε 20:5ω-3 και 22:6ω-3 (Sargent et al., 1989).

Η περιεκτικότητα των αυγών σε 20:5ω-3, 22:6ω-3 αλλά και σε 20:4ω-6 επηρεάζει σε μεγάλο βαθμό διάφορα ποιοτικά τους χαρακτηριστικά, όπως το ποσοστό γονιμοποίησης, το ποσοστό εκκόλαψης και την επιβίωση των λεκιθοφόρων ιχθυδίων (Pickova et al., 1997· Bruce et al., 1999). Αλλά και η ίδια η αναλογία 22:6ω-3/20:5ω-3/20:4ω-6 στα αυγά, φαίνεται επίσης πως επηρεάζει τα ποιοτικά χαρακτηριστικά τους (Pickova et al., 1997). Η λιπιδική σύσταση των αυγών επηρεάζεται, έστω και σε μικρό βαθμό, από την τροφή των γεννητόρων τους και αυτό έχει αποδειχθεί να συμβαίνει σε διάφορα εκτρεφόμενα είδη συμπεριλαμβανομένου του λαβρακιού (*D. labrax*, Bell et al., 1997) και της τσιπούρας (*S. aurata*, Almansa et al., 1999). Ένας πιθανός τρόπος να παρασκευάσουμε ιδανικές τροφές για τους γεννήτορες είναι πρώτα να διευκρινίσουμε τη σύσταση των αυγών των άγριων γεννητόρων και έπειτα να προσπαθήσουμε να παράγουμε όμοιες συστάσεις στα αυγά των εκτρεφόμενων ειδών μέσω της κατάλληλης διατροφής των γεννητόρων τους (Pickova et al., 1997). Γίνεται φανερό, λοιπόν, πως, πρώτα από όλα, θα πρέπει να καθορίσουμε την άριστη αναλογία των 22:6ω-3/20:5ω-3/20:4ω-6 στα αυγά των διαφόρων ειδών (Sargent et al., 2002). Όσον αφορά τις γνώσεις μας για τις διαιτητικές απαιτήσεις σε λιπαρά οξέα των αρσενικών γεννητόρων, αυτές είναι πολύ περιορισμένες, παρόλο που το σπέρμα όλων γενικά των ζωικών οργανισμών είναι πλούσιο σε 22:6ω-3, δεικνύοντας τη σημασία του συγκεκριμένου λιπαρού οξέος στη φυσιολογική λειτουργία του σπέρματος.

## Πίνακας 5.3

Οι διατροφικές απαιτήσεις σε απαραίτητα λιπαρά οξέα (% της ξηρής ουσίας του σπηρρείου) διαφόρων ειδών ιχθύων.

Είδος	Στάδια γθρονύμφης & ατελούς γθθδίου	Στάδια γθθδίου & ενηλικου ατόμου	Αναφορά
<i>Είδη εσωτερικών υδάτων</i>			
<i>Onchorhynchus mykiss</i>	22:60-3 (α)	0,7-1,0% 18:30-3 (β) & 0,4-0,5% ω-3 C <sub>20</sub> , <sup>22</sup> ΠΛΟ (γ)	α: Wirth et al., 1997 β: Castell et al., 1972 γ: Takeuchi and Watanabe, 1976
<i>Onchorhynchus keta</i>		1% 18:20-6 & 1% 18:30-3	Takeuchi et al., 1979
<i>Onchorhynchus kisuitch</i>		1% 18:20-6 & 1% 18:30-3	Yu and Sinnhuber, 1979
<i>Salvelinus alpinus</i>		1,0-2,0% 18:30-3	Yang et al., 1993
<i>Cyprinus carpio</i>	0,05% ω-3 ΠΛΟ & 1% ω-6 ΠΛΟ (0,25% 18:20-6) (α)	1% 18:20-6 & 0,5-1,0% 18:30-3 (β)	α: Radunz-Neto et al., 1996 β: Takeuchi and Watanabe, 1977
<i>Ptenopharyngodon idella</i>		1% 18:20-6 & 0,5% 18:30-3	Takeuchi et al., 1991
<i>Oreochromis niloticus</i>		0,5% 18:20-6	Takeuchi et al., 1983
<i>Anguilla japonica</i>		0,5% 18:20-6 & 0,5% 18:30-3	Takeuchi et al., 1980
<i>Plecoglossus altivelis</i>		1% 18:30-3 ή 1% 20:50-3	Kanazawa et al., 1982
<i>Chanos chanos</i>		0,5% 18:20-6 & 0,5% 18:30-3	Bautista and de la Cruz, 1988
<i>Ictalurus punctatus</i>		1,0-2,0% 18:30-3 & 0,5-0,75% ω-3 C <sub>20</sub> , <sup>22</sup> ΠΛΟ	Satoh et al., 1989

Πίνακας 5.3 (συνέχεια)

Είδος	Στάδια γθρονύμφης & ατέλους γθθίδιον	Στάδια γθθίδιον & ενήλικον ατόμιον	Αναφορά
<u>Είδη εσωτερικών υδάτιων (συνέχεια)</u>			
<i>Coregonus lavaretus</i>	> 1,0% 18:3ω-3 (α) 0,5-1,0% ω-3 C <sub>20</sub> , C <sub>22</sub> ΠΛΟ (β)		α: Thongrod et al., 1989 β: Watanabe et al., 1989
<i>Silurus glanis</i>	1,0% 18:3ω-3		Borgut et al., 1998
<u>Θαλάσσια είδη</u>			
<i>Scophthalmus maximus</i>	0,8% ω-3 C <sub>20</sub> , C <sub>22</sub> ΠΛΟ (α) & 0,3% 20:4ω-6 (β)		α: Gatesoupe et al., 1977 β: Castell et al., 1994
<i>Pagrus major</i>	0,5% 20:5ω-3 (α) 0,5-1,0% ω-3 C <sub>20</sub> , C <sub>22</sub> ΠΛΟ (β)		α: Yone, 1978 β: Takeuchi et al., 1990
<i>Sparus aurata</i>	5,5% ω-3 C <sub>20</sub> , C <sub>22</sub> ΠΛΟ (22:6/20:5=0,3) (α) 22:6/20:5 = 2 (β) 1,5% ω-3 C <sub>20</sub> , C <sub>22</sub> ΠΛΟ (22:6/20:5=2) (γ) 1,5% ω-3 C <sub>20</sub> , C <sub>22</sub> ΠΛΟ (στα φωσφολιπίδια) (δ)	0,9% ω-3 C <sub>20</sub> , C <sub>22</sub> ΠΛΟ (22:6/20:5=1) (ε) 1,9 ω-3 C <sub>20</sub> , C <sub>22</sub> ΠΛΟ (22:6/20:5=0,5) (στ) 22:6/20:5=0,5 (ζ)	α, β: Rodriguez et al., 1994a,b γ: Rodriguez et al., 1998 δ: Salhi et al., 1999 ε: Kalogeropoulos et al., 1992 στ, ζ: Ibeas et al., 1994, 1997
<i>Dicentrarchus labrax</i>	1% ω-3 C <sub>20</sub> , C <sub>22</sub> ΠΛΟ		Coutteau et al., 1996
<i>Pleuronectes ferrugineus</i>	2,5% ω-3 C <sub>20</sub> , C <sub>22</sub> ΠΛΟ		Whalen et al., 1999
<i>Sciaenops ocellatus</i>	0,5-1,0% ω-3 C <sub>20</sub> , C <sub>22</sub> ΠΛΟ		Lochmann και Gatlin, 1993
<i>Paralichthys olivaceus</i>	0,8-1,0% ω-3 C <sub>20</sub> , C <sub>22</sub> ΠΛΟ		Kim and Lee, 2004

**Πίνακας 5.3 (συνέχεια)**

Είδος <i>Καρκινολειδή</i>	Στάδια γιθονόμφης & ατελούς γιθιδίου	Στάδια γιθιδίου & ενηλίκου ατόμου	Αναφορά
<i>Penaeus monodon</i>		1% ω-3 C <sub>20</sub> , C <sub>22</sub> ΠΛΟ (α) 18:3ω-3 / 18:2ω-6 = 3/2 (β)	Glencross and Smith, 2001 Glencross and Smith, 1999
<i>Homarus gammarus</i>		1% ω-3 C <sub>20</sub> , C <sub>22</sub> ΠΛΟ	Sargent et al., 2002
<i>Marsupenaeus japonicus</i>		>1% 18:3ω-3 ή 1% 22:6ω-3 ή 20:5ω-3	Kanazawa et al., 1979a
<i>Penaeus chinensis</i>		0,5% 18:3ω-3 και 0,5% 18:2ω-6	Xu et al., 1994
<i>Farfantepenaeus aztecus</i>		1% 18:3ω-3	Shewbart and Mies, 1973
<i>Farfantepenaeus indicus</i>		0,5% 18:3ω-3 και 0,5% 18:2ω-6	Chandge and Paulraj, 1998
<i>Macrobrachium rosenbergii</i>		1,3% 18:2ω-6 & 1,5% ω-3 C <sub>20</sub> , C <sub>22</sub> ΠΛΟ	Cavalli et al., 1999
<i>Scylla serrata</i>	0,7-0,9% 20:5ω-3 & 0,5-0,7% 22:6ω-3		Suprayudi et al., 2004
<i>Scylla paramamosain</i>	1,3-2,5% 20:5ω-3 & 0,5% 22:6ω-3		Kobayashi et al., 2000
<i>Portunus triberculatus</i>	0,9-1,7% ω-3 C <sub>20</sub> , C <sub>22</sub> ΠΛΟ		Takeuchi et al., 1999



### 5.7.2 Είδη ιχθύων των εσωτερικών υδάτων

Οι απαιτήσεις σε ω-3 και ω-6 απαραίτητα λιπαρά οξέα των ειδών ιχθύων των εσωτερικών υδάτων που έχουν μελετηθεί μέχρι σήμερα ικανοποιούνται μέσω του 18:3ω-3 και του 18:2ω-6, αντίστοιχα (Πίνακας 5.3). Αυτό συμβαίνει διότι, φαινομενικά, τα είδη των εσωτερικών υδάτων, σε αντίθεση με αυτά της θάλασσας, έχουν, ως ένα βαθμό, την ικανότητα να βιομετατρέπουν το 18:3ω-3 σε 20:5ω-3 και 22:6ω-3 και το 18:2ω-6 σε 20:4ω-6. Η ικανότητα των ειδών των εσωτερικών υδάτων στο να βιομετατρέπουν τα C<sub>18</sub> ΠΛΟ στα πιο δραστικά C<sub>20</sub> και C<sub>22</sub> ΠΛΟ έχει να κάνει με τη σχετική αφθονία των C<sub>18</sub> ΠΛΟ και τη σχετική πενία των C<sub>20</sub> και C<sub>22</sub> ΠΛΟ στα εσωτερικά υδάτινα οικοσυστήματα. Το μικροφύκος των εσωτερικών υδάτων, σε αντίθεση με το θαλάσσιο μικροφύκος, είναι πλούσιο σε 18:2ω-6 και περιέχει σημαντικά ποσά του 18:3ω-3, όμως είναι φτωχό σε 20:5ω-3 και 22:6ω-3 (Ahlgren et al., 1992). Το 18:3ω-3 αυτών των οικοσυστημάτων προέρχεται επίσης και από τα πράσινα φύλλα των χερσαίων και υδρόβιων φυτών, ενώ το 18:2ω-6 προέρχεται επίσης και από τα χερσαία καρποφόρα φυτά. Τα 18:3ω-3 και 18:2ω-6 επίσης περιέχονται σε αφθονία και στα υδρόβια έντομα και στις προνύμφες τους, που ωστόσο περιέχουν και κάποια ποσά 20:5ω-3 και 20:4ω-6. Γενικά, τα C<sub>20</sub> και C<sub>22</sub> ΠΛΟ βρίσκονται στους οργανισμούς των εσωτερικών υδάτων, ως επί το πλείστον, σε μικροποσότητες και μόνο κάποια συγκεκριμένα βρύα, φτέρες και μύκητες περιέχουν σημαντικά ποσά αυτών. Για παράδειγμα, καλές πηγές του 22:6ω-3 στα εσωτερικά ύδατα αποτελούν κάποια είδη πρωτόζωων, όπως τα *Cryptomonas*, *Rhodomonas* και *Peridinium* (Ahlgren et al., 1992), ενώ καλή πηγή του 20:4ω-6 είναι ο μύκητας *Mortierella alliacea* (Aki et al., 2001). Συμπερασματικά, λοιπόν, μέσω της τροφικής αλυσίδας, τα λιπίδια των ειδών των ιχθύων και των καρκινοειδών των εσωτερικών υδάτων περιέχουν υψηλότερα ποσά σε C<sub>18</sub> ΠΛΟ από ό,τι σε C<sub>20</sub> και C<sub>22</sub> ΠΛΟ. Επιπλέον, τα περισσότερα είδη των εσωτερικών υδάτων, συμπεριλαμβανομένων των ανάνδρομων, όπως, π.χ., ο σολομός (*S. salar*), διαθέτουν τις απαραίτητες Δ6 και Δ5 δεσατουράσες για την παραγωγή των 20:5ω-3 και 22:6ω-3 από το 18:3ω-3, και του 20:4ω-6 από το 18:2ω-6 (Tocher, 2003).

Ωστόσο, το κατά πόσο ένα είδος των εσωτερικών υδάτων είναι ικανό για τις παραπάνω βιομετατροπές εξαρτάται τόσο από τη φυσική του τροφή, όσο και από τις τροφικές του προτιμήσεις. Η ενήλικη τούρνα (*Esox locus*),



ένα κατεξοχήν αρπακτικό και σαρκοφάγο είδος που τρέφεται με μικρά ψάρια, δεν είναι ικανό να βιομετατρέψει ούτε στον ελάχιστο βαθμό τα 18:2ω-6 και 18:3ω-3 στα αντίστοιχα C<sub>20</sub> και C<sub>22</sub> ΠΛΟ (Henderson, 1995). Αντίθετα, ένα άλλο κατεξοχήν σαρκοφάγο είδος, το κόκκινο πιράνχας (*Serassalmus pateri*), που εκτράφηκε με προνύμφες κουνουπιών (πλούσια πηγή σε 18:2ω-6 και φτωχή σε C<sub>20</sub>, C<sub>22</sub> ΠΛΟ) βιομετέτρεψε εύκολα το 18:2ω-6 σε 20:4ω-6 και το 18:3ω-3 σε 20:5ω-3 (Henderson et al., 1996). Άρα ένα κατεξοχήν σαρκοφάγο είδος, όπως η τούρνα που τρέφεται με ψάρια, δεν έχει την ικανότητα για τις ενδογενείς μετατροπές των πολυακόρεστων λιπαρών οξέων, αλλά ένα άλλο κατεξοχήν σαρκοφάγο είδος, όπως το κόκκινο πιράνχας που τρέφεται με έντομα, έχει αυτήν την ικανότητα. Ένα άλλο είδος πιράνχας, το «ασημένιο δολάριο» (*Mylassoma aureum*), που είναι κοινό είδος καλλωπιστικών ιχθύων και το οποίο είναι κατά βάση χορτοφάγο είδος, διατρεφόμενο με νιφάδες βρόμης μετέτρεψε εύκολα το 18:2ω-6 σε 20:4ω-6 και το 18:3ω-3 σε 20:5ω-3 και 22:6ω-3 (Henderson et al., 1996).

Από τα αποτελέσματα των παραπάνω μελετών γίνεται φανερό, όπως άλλωστε είδαμε να συμβαίνει και με τα θαλάσσια είδη, πως για να προσδιορίσουμε τις απαιτήσεις των διαφόρων ειδών σε απαραίτητα λιπαρά οξέα, θα πρέπει να λάβουμε υπόψη τη σύσταση και περιεκτικότητα σε πολυακόρεστα λιπαρά οξέα της φυσικής τροφής τους. Ωστόσο, η φυσική τροφή ενός συγκεκριμένου είδους μπορεί να αλλάξει ολοκληρωτικά κατά τα διάφορα στάδια της ανάπτυξης του και έτσι να αλλάζει και ο βαθμός ικανότητας του είδους αυτού να βιομετατρέπει τα C<sub>18</sub> στα C<sub>20</sub> και C<sub>22</sub> ΠΛΟ. Για παράδειγμα, είναι πιθανό τα ιχθύδια ενός είδους που τρέφονται με έντομα και ζωοπλαγκτονικούς οργανισμούς να είναι ικανά για τις βιομετατροπές των ΠΛΟ, αλλά όταν ενηλικιωθούν και γίνουν ιχθυοβόρα να χάσουν αυτήν την ικανότητά τους. Αυτό είναι ένα πεδίο της λιπιδικής διατροφής που χρήζει περαιτέρω έρευνας.

#### 5.7.2.1 Στάδια ιχθυονύμφης και ατελούς ιχθυδίου

Οι ιχθυονύμφες των περισσότερων εκτρεφόμενων ειδών των εσωτερικών υδάτων, όπως η πέστροφα (*O. mykiss*), ο σολομός (*S. salar*) και το ασιατικό γατόψαρο (*C. batrachus*), είναι σχετικά μεγάλου μεγέθους, με αντίστοιχα μεγάλο στοματικό άνοιγμα, και έτσι εύκολα αποδέχονται μικρού μεγέ-

θους σύμπληκτα. Ο κοινός κυπρίνος (*C. carpio*) συνήθως τρέφεται τις πρώτες ημέρες με *Artemia*, αλλά αναπτύσσεται αρκετά γρήγορα και έτσι αποδέχεται και αυτός σύμπληκτα σε σύντομο χρονικό διάστημα μετά την εκκόλαψη του. Έτσι ο προσδιορισμός των διαιτητικών απαιτήσεων σε απαραίτητα λιπαρά οξέα των ειδών αυτών στα πρώτα στάδια ανάπτυξής τους δεν αποτελεί δύσκολο πρόβλημα, όπως συμβαίνει με τα θαλάσσια είδη. Περιέργως, όμως, οι μελέτες του προσδιορισμού των απαιτήσεων σε αυτά τα είδη είναι περιορισμένες. Σε μελέτες που έχουν γίνει στην πέστροφα (*O. mykiss*) και στο σολομό (*S. salar*), έχει δειχθεί ότι οι ιχθυονύμφες τους είχαν καλύτερη ανάπτυξη όταν διατράφηκαν με σιτηρέσια που περιείχαν 20:5ω-3 και 22:6ω-3 από ό,τι όταν διατράφηκαν με σιτηρέσια που περιείχαν 18:3ω-3 (Sargent et al., 1989· Wirth et al., 1997). Αυτό σημαίνει ότι οι ικανότητες αυτών των ειδών για τις βιομετατροπές των ΠΛΟ είναι μεν υπαρκτές, αλλά δεν είναι αποτελεσματικές σε τέτοιο βαθμό που να αποδώσουν στον εκτρεφόμενο ιχθύ την άριστη ανάπτυξη, η οποία επιτυγχάνεται όταν του χορηγούνται απευθείας τα 20:5ω-3 και 22:6ω-3. Από την άλλη, μελέτες σε τροπικά είδη, όπως στο αφρικάνικο γατόψαρο (*C. gariepinus*) και στην τιλάπια (*Tilapia zilli*), έδειξαν πως τα είδη αυτά έχουν την ίδια ανάπτυξη είτε διατρέφονται με C<sub>18</sub> είτε με C<sub>20</sub> και C<sub>22</sub> (Verreth et al., 1994· Isik et al., 1999).

#### 5.7.2.2 Στάδια ιχθυδίου και ενήλικου ατόμου

Γενικά, οι διαιτητικές απαιτήσεις των ιχθυδίων και των ενήλικων ατόμων των ειδών των εσωτερικών υδάτων συνήθως ικανοποιούνται από τα C<sub>18</sub> ΠΛΟ, μιας και τα είδη αυτά είναι ικανά στο να βιομετατρέψουν τα συγκεκριμένα λιπαρά οξέα στα βιοχημικά πιο ενεργά C<sub>20</sub> και C<sub>22</sub> ΠΛΟ. Ωστόσο, σε κάποια συγκεκριμένα είδη, όπως στα σολομοειδή, τα C<sub>20</sub> και C<sub>22</sub> ΠΛΟ αποδίδουν καλύτερη ανάπτυξη στους ιχθύς και απαιτούνται σε μικρότερες ποσότητες από ό,τι τα C<sub>18</sub> ΠΛΟ (Sargent et al., 1989). Για παράδειγμα, η πέστροφα (*O. mykiss*), ένα είδος που διαβιεί σε ψυχρά εσωτερικά ύδατα, απαιτεί 1% 18:3ω-3 στην τροφή της (Castell et al., 1972). Η ποσότητα αυτή ενίσχυσε την ανάπτυξή της και το συντελεστή μετατρεψιμότητας της τροφής της, ενώ, αντίθετα, θεράπευσε παθήσεις, όπως ο εκφυλισμός των πτερυγίων και η καρδιακή μυοπάθεια (Castell et al., 1972). Ωστόσο, όταν

οι πέστροφες διατράφηκαν με σιτηρέσιο που περιείχε 0,5% σε 20:5ω-3 και 22:6ω-3, η ανάπτυξή τους ήταν ακόμα μεγαλύτερη (Castell et al., 1972). Το ίδιο συμβαίνει και με το γατόψαρο των καναλιών (*Ictalurus punctatus*), όπου η διατροφή του με σιτηρέσια που περιείχαν 0,5-0,75% 20:5ω-3 και 22:6ω-3 προσέδωσε καλύτερη ανάπτυξη από ό,τι σιτηρέσια με 1,0-2,0% 18:3ω-3 (Santha and Gatlin, 1991). Αυτό συμβαίνει διότι, παρόλο που τα είδη αυτά είναι ικανά για τις βιομετατροπές των ΠΛΟ, τα επίπεδα των παραγόμενων 20:5ω-3 και 22:6ω-3 δεν είναι τόσο υψηλά ώστε να προσδίδουν την άριστη ανάπτυξη στον ιχθύ και γι' αυτό η απευθείας πρόσληψη των 20:5ω-3 και 22:6ω-3 είναι πιο δραστική.

Διάφορα είδη σολομοειδών, όπως τα *Oncorhynchus masou*, *Salvelinus alpinus* και *Oncorhynchus mykiss* φαίνεται να έχουν πολύ υψηλότερες απαιτήσεις σε ω-3, από ό,τι σε ω-6, που ικανοποιούνται είτε μέσω του 18:3ω-3 είτε μέσω των 20:5ω-3 και 22:6ω-3 (Πίνακας 5.3). Ακόμα δεν είναι γνωστό αν και κατά πόσο αυτά τα είδη απαιτούν ω-6 ΠΛΟ στο στάδιο του ενήλικου ατόμου. Για παράδειγμα, η προσθήκη του 18:2ω-6 στο σιτηρέσιο της πέστροφας (*O. mykiss*) βελτίωσε κάπως την ανάπτυξη και το βαθμό μετατρεψιμότητας της τροφής, συγκριτικά με τα σιτηρέσια που ήταν παντελώς ελλειπή σε πολυακόρεστα λιπαρά οξέα, αλλά δεν την προστάτευσε από το «σύνδρομο του σοκ» (Castell et al., 1972). Περαιτέρω, υπάρχουν άλλα είδη, όπως, π.χ., ο κοινός κυπρίνος (*C. carpio*) και το ιαπωνικό χέλι (*Anguilla japonica*), τα οποία απαιτούν παρόμοια ποσά των ω-3 και των ω-6 στην τροφή τους. Από την άλλη, τα διάφορα είδη τιλάπιας φαίνεται να απαιτούν μόνο ω-6 στη διατροφή τους (Πίνακας 5.3), αν και πρόσφατες μελέτες έχουν δείξει πως τελικά και αυτά τα είδη απαιτούν κάποια, έστω και μικρή, ποσότητα των ω-3 στην τροφή τους (Chou and Shiau, 1999· Karapanagiotidis et al., 2007).

### 5.7.2.3 Στάδιο γεννητόρων

Σχετικά με τις απαιτήσεις των γεννητόρων των ειδών των εσωτερικών υδάτων, οι γνώσεις μας είναι αρκετά περιορισμένες. Η περιορισμένη έρευνα σε αυτό το πεδίο οφείλεται στο γεγονός πως η παραγωγή καλής ποιότητας αυγών από αυτά τα είδη, όπως, π.χ., ο σολομός (*S. salar*), η πέστροφα (*O. mykiss*), ο κυπρίνος (*C. carpio*), το γατόψαρο (*I. punctatus*) και η τιλάπια (*O.*

*niloticus*), ποτέ δεν αποτέλεσε μεγάλο πρόβλημα για τον κλάδο, σε αντίθεση με ό,τι συμβαίνει με τα θαλάσσια εκτρεφόμενα είδη. Είναι φανερό, πάντως, πως η σύσταση σε λιπαρά οξέα των σιτηρεσίων των γεννητόρων μπορεί να επηρεάσει τόσο την αναπαραγωγική απόδοση των θηλυκών, όπως, π.χ., τη γονιμότητά τους (Santiago and Reyes, 1993), όσο και διάφορες ποιοτικές παραμέτρους των παραγόμενων αυγών, όπως, π.χ., τα ποσοστά εκκόλαψης και επιβίωσης των λεκιθοφόρων ιχθυιδίων (Pickova et al., 1999).

Όταν θηλυκοί γεννήτορες ιριδιζουσας πέστροφας (*O. mykiss*) διατράφηκαν με σιτηρέσια που περιείχαν αραβοσιτέλαιο, τα παραγόμενα αυγά τους είχαν αυξημένα επίπεδα 18:2ω-6 και μειωμένα επίπεδα 20:5ω-3 και 22:6ω-3 συγκριτικά με τα αυγά των γεννητόρων που διατράφηκαν με σιτηρέσια που περιείχαν μουρουνέλαιο (Sargent et al., 2002). Η διαφορετική σύσταση των αυγών σε λιπαρά οξέα, ωστόσο, δεν οδήγησε σε διαφοροποιήσεις στη βιωσιμότητα και στη γονιμότητά τους. Αντίθετα, πειράματα με την τιλάπια (*O. niloticus*) έδειξαν πως η καλύτερη αναπαραγωγική απόδοση των γεννητόρων συνέβη όταν διατράφηκαν με σιτηρέσιο βασισμένο σε σογιέλαιο (υψηλός λόγος ω-6/ω-3) από ό,τι με σιτηρέσιο βασισμένο σε μουρουνέλαιο (υψηλός λόγος ω-3/ω-6), αν και το τελευταίο οδήγησε σε καλύτερη σωματική ανάπτυξη (Santiago and Reyes, 1993). Σε ένα άλλο πείραμα με τον σολομό του Ατλαντικού (*S. salar*), τα αυγά των άγριων ιχθύων που περιείχαν υψηλά επίπεδα 20:4ω-6 και χαμηλά επίπεδα 20:5ω-3 εκκολάφθηκαν σε μεγαλύτερο ποσοστό από τα αυγά των εκτρεφόμενων ιχθύων που περιείχαν χαμηλά επίπεδα 20:4ω-6 και υψηλά επίπεδα 20:5ω-3 (Bell and Sargent, 2003). Παρόμοια αποτελέσματα τα τελευταία χρόνια έχουν καταστήσει σαφές πως το 20:4ω-6 διαδραματίζει ένα βαρυσήμαντο ρόλο στην αναπαραγωγή και στην ποιότητα των αυγών των ιχθύων, τόσο των εσωτερικών υδάτων όσο και των θαλάσσιων. Αυτό οφείλεται κυρίως στις παραγόμενες, από το 20:4ω-6, εικοσανοειδείς ορμόνες οι οποίες προκαλούν την ωοπαραγωγή (Sargent et al., 1995). Τα ω-3 ΠΛΟ, και ιδιαίτερα τα 20:5ω-3 και 22:6ω-3, είναι και αυτά σημαντικά για τη διατροφή των γεννητόρων. Σε μία μελέτη με την πέρκα (*Percu fluviatilis*), τα αυγά των γεννητόρων που διατράφηκαν με υψηλά επίπεδα σε 20:5ω-3 και 22:6ω-3 γονιμοποιήθηκαν σε μεγαλύτερο βαθμό και τα λεκιθοφόρα ιχθυΐδια απέκτησαν μεγαλύτερο σωματικό βάρος σε σύγκριση με τα αυγά των γεννητόρων που διατράφηκαν με χαμηλά επίπεδα στα συγκεκριμένα λιπαρά οξέα.

### 5.7.3 Απαιτήσεις των καρκινοειδών

Οι γνώσεις μας σχετικά με τις απαιτήσεις των καρκινοειδών σε λιπίδια είναι περιορισμένες και οι μέχρι τώρα έρευνες έχουν δώσει πολλές φορές αντιφατικά αποτελέσματα. Για παράδειγμα, κάποιοι ερευνητές αναφέρουν πως η γαρίδα (*P. monodon*) έχει διαιτητικές ανάγκες σε λιπίδια για την ικανοποίηση διαφόρων μεταβολικών λειτουργιών (Gonzalez-Felix and Perez-Velazquez, 2002), ενώ άλλοι υποστηρίζουν πως οι γαρίδες γενικά δεν έχουν συγκεκριμένες απαιτήσεις σε λιπίδια (Shiau, 1998). Ωστόσο, όπως και στους ιχθύς, έτσι και στα καρκινοειδή τα λιπίδια αποτελούν την κύρια πηγή μεταβολικής ενέργειας και εμπλέκονται σε διάφορες μεταβολικές διεργασίες που συντελούνται κατά την ανάπτυξη, την έκδυση και την αναπαραγωγή τους.

Όπως συμβαίνει και με τους ιχθύς, αλλά και με όλους τους ζωικούς οργανισμούς, τα καρκινοειδή δεν είναι ικανά στο να συνθέσουν τα 18:3ω-3 και 18:6ω-6 (Kanazawa et al., 1979b) και ως εκ τούτου πρέπει να λαμβάνουν τα απαραίτητα λιπαρά οξέα απευθείας από την τροφή τους. Επιπρόσθετα, μελέτες σε θαλάσσια δεκάποδα έχουν δείξει πως οι ικανότητές τους να μετατρέπουν ενδογενώς τα C<sub>18</sub> ΠΛΟ στα C<sub>20</sub> και C<sub>22</sub> ομόλογα είναι αρκετά περιορισμένες (Teshima et al., 1992). Ωστόσο, οι γαρίδες *Penaeus chinensis* και *Farfantepenaeus indicus* φαίνεται πως έχουν απαιτήσεις μόνο σε C<sub>18</sub> ΠΛΟ και συγκεκριμένα 0,5% σε 18:2ω-6 και 0,5% σε 18:3ω-3 επί της ξηρής ουσίας της τροφής (Xu et al., 1994; Chandge and Paulraj, 1998). Ομοίως, οι Glencross and Smith (1999) υποστήριξαν πως μια αναλογία 3/2 των 18:3ω-3/18:2ω-6 απαιτείται για το σιτηρέσιο της *P. monodon*. Από την άλλη, τα C<sub>20</sub> και C<sub>22</sub> της ω-3 σειράς έχουν αποδειχθεί ότι βελτιώνουν την ανάπτυξη κάποιων άλλων καρκινοειδών. Σε παλαιότερο πείραμα των Castell and Covey (1976) με τον αστακό της Αμερικής (*Homarus americanus*), η προσθήκη μουρουνέλαιου (πλούσιο σε 20:5ω-3 και 22:6ω-3) στο σιτηρέσιο βελτίωσε αισθητά την ανάπτυξη των ενήλικων ατόμων σε σύγκριση με άτομα που διατράφηκαν με αραβοσιτέλαιο (πλούσιο σε 18:2ω-6). Ομοίως, η επιβίωση και η ανάπτυξη της *P. monodon* ενισχύθηκε όταν διατράφηκε με σιτηρέσια πλούσια σε 20:5ω-3 και 22:6ω-3 (Glencross and Smith, 2001).

Στα καρκινοειδή, η απορρόφηση και η χρησιμοποίηση των πολυακόρεστων λιπαρών οξέων είναι πιο αποτελεσματική όταν αυτά χορηγούνται στην τροφή τους ως φωσφολιπίδια. Για παράδειγμα, η προσθήκη λεκιθίνης σό-

γιας στο σιτηρέσιο βελτίωσε κατά πολύ την επιβίωση των ανήλικων ατόμων *Homarus americanus*, ενώ, αντίθετα, η έλλειψή της προκάλεσε αυξημένες θνησιμότητες στο στάδιο της έκδυσης, κατά το οποίο οι αστακοί δεν μπόρεσαν να απελευθερωθούν από το κέλυφός τους (Conklin et al., 1980). Η λεκιθίνη αποτελείται κυρίως από φωσφατιδυλο-χολίνη, της οποίας τα πιο ενεργά μόρια είναι εκείνα που περιέχουν πολυακόρεστα λιπαρά οξέα.

Τα καρκινοειδή, όπως και όλα τα αρθρόποδα, είναι επίσης ανίκανα στο να συνθέσουν στερόλες ενδογενώς, με αποτέλεσμα να έχουν συγκεκριμένες διαιτητικές απαιτήσεις σε αυτές και συγκεκριμένα σε χοληστερόλη (Teshima, 1983). Τα σιτηρέσια του αστακού της Αμερικής (*Homarus americanus*), για παράδειγμα, θα πρέπει να περιέχουν 0,5% χοληστερόλης, αν και οι απαιτήσεις μπορούν να ικανοποιηθούν και όταν το επίπεδο της χορηγούμενης χοληστερόλης είναι 0,1% εάν το σιτηρέσιο περιέχει λεκιθίνη. Η λεκιθίνη, και όλα τα φωσφολιπίδια, επηρεάζουν σημαντικά τη μεταφορά και χρησιμοποίηση της χοληστερόλης στα καρκινοειδή. Η χοληστερόλη, επίσης, αποτελεί κύρια λιπιδική ομάδα των ώριμων ωοθηκών των γαριδών και διαδραματίζει σημαντικό ρόλο στην αναπαραγωγή τους (Wouters et al., 2001).

## 5.8 Σύσταση των ιχθύων και των καρκινοειδών σε λιπαρά οξέα

Η σύσταση σε λιπαρά οξέα των ιχθύων και των καρκινοειδών έχει μελετηθεί εκτενώς στο παρελθόν και αποτελεί πεδίο συνεχούς μελέτης (Exler and Weihrauch, 1976· Chappelle, 1977· Ackman, 1982, 2000· Henderson and Tocher, 1987· Yurkowski, 1989· Steffens, 1997· Soriguer et al., 1997· Sirot et al., 2008). Το 16:0 και το 18:0 είναι τα αφθονότερα κορεσμένα λιπαρά οξέα που συναντώνται στα λιπίδια των ιχθύων και των καρκινοειδών, όπως και σε όλα τα ζωικά λιπίδια (Πίνακας 5.1). Άλλα κορεσμένα λιπαρά οξέα με 12 ( $C_{12}$ ) έως 24 ( $C_{24}$ ) άτομα άνθρακα επίσης συναντώνται, σε πολύ μικρότερα, ωστόσο, ποσοστά. Κορεσμένα λιπαρά οξέα με μονό αριθμό ατόμων άνθρακα από  $C_{15}$  έως  $C_{19}$  βρίσκονται μόνο σε ιχθυοποσότητες στα περισσότερα ζωικά λίπη, αλλά μπορεί να βρεθούν σε μεγάλες ποσότητες σε ορισμένα είδη ιχθύων και άλλων θαλάσσιων ζωικών οργανισμών. Λιπαρά οξέα με  $C_{10}$  και κάτω είναι σπάνια σε όλους τους ανώτερους ζωικούς οργανισμούς. Το 18:1ω-9 φαίνεται



να είναι το πιο άφθονο μονοακόρεστο στους ιχθύς και στα καρκινοειδή και συναντάται σχεδόν σε όλα τα λίπη και έλαια ζωικής και φυτικής προέλευσης. Το 16:1ω-7 συνήθως βρίσκεται σε κάπως μεγαλύτερες ποσότητες στα λιπίδια των ιχθύων σε σχέση με άλλα ζωικά λίπη. Το 18:1ω-7 συναντάται στους ιχθύς και στα καρκινοειδή, αλλά συνήθως βρίσκεται σε μικρές ποσότητες. Μονοακόρεστα με C<sub>20</sub> και C<sub>22</sub>, όπως το 20:1ω-9 και το 22:1ω-11, βρίσκονται σε σημαντικές ποσότητες μόνο στα τριγλυκερίδια κάποιων ειδών ιχθύων και καρκινοειδών που διαβιούν σε ψυχρά ύδατα του βόρειου ημισφαιρίου. Τέλος, το 24:1ω-9 αποτελεί ένα από τα κυριότερα λιπαρά οξέα των νευρικών ιστών τους, π.χ., εγκέφαλο, αλλά περιέχεται σε ελάχιστα ποσοστά σε άλλους ιστούς, όπως, π.χ., στο μυϊκό ιστό και στο ήπαρ.

Τα αφθονότερα πολυακόρεστα που συναντούνται στους ιστούς των ιχθύων και των καρκινοειδών είναι το εικοσαπενταενοϊκό οξύ (20:5ω-3), το δοκοσαεξαενοϊκό οξύ (22:6ω-3), το αραχιδονικό οξύ (20:4ω-6), το λινολεϊκό οξύ (18:2ω-6) και το λινολενικό οξύ (18:3ω-3). Σε αντίθεση με τα λιπίδια των χερσαίων ζώων και φυτών, τα λιπίδια των υδρόβιων ζωικών οργανισμών είναι πλούσια σε ΠΛΟ με C<sub>20</sub> και C<sub>22</sub>, ιδιαίτερα της ω-3 σειράς όπως τα 20:5ω-3 και 22:6ω-3. Διάφορα άλλα ΠΛΟ με C<sub>16</sub> έως C<sub>22</sub> επίσης απαντώνται στους ιχθύς, αλλά σε ελάχιστες ποσότητες.

Το περιεχόμενο και η σύσταση σε λιπαρά οξέα των διάφορων ιστών των ιχθύων και καρκινοειδών ποικίλλει αρκετά τόσο μεταξύ των ειδών όσο και μεταξύ των ατόμων του ίδιου είδους (Henderson and Tocher, 1987· Ackman, 1989· Ahlgren et al., 1994) και επηρεάζεται από διάφορους παράγοντες. Γενικά, τα λιπαρά οξέα είναι τα θρεπτικά συστατικά που η σύσταση και η ποσότητά τους στους ιστούς των οργανισμών μεταβάλλονται περισσότερο από ό,τι τα άλλα θρεπτικά. Παρακάτω περιγράφονται συνοπτικά οι κύριοι παράγοντες που επηρεάζουν τη σύστασή τους σε λιπαρά οξέα.

### 5.8.1 Τροφή

Η σύσταση σε λιπαρά οξέα των ιχθύων και καρκινοειδών, όπως και όλων γενικά των ζωικών οργανισμών, επηρεάζεται, κατά κύριο λόγο, από την ίδια την τροφή τους και συγκεκριμένα από τη σύστασή της σε λιπαρά οξέα (Henderson and Tocher, 1987· Sargent, et al., 1989). Εδώ έχει απόλυτη εφαρμογή ο κανόνας του «είσαι ό,τι τρως» με τους ζωικούς οργανισμούς να περιέχουν στους



ιστούς τους εκείνα τα λιπαρά οξέα, σε παρόμοια σύσταση, με εκείνα που περιέχονται στην τροφή τους. Μάλιστα, οι συγκεντρώσεις των ΠΛΟ στη σάρκα των ιχθύων συσχετίζονται σε μεγάλο βαθμό γραμμικά με τις συγκεντρώσεις των αντίστοιχων ΠΛΟ της τροφής τους (Bell et al., 2003). Ωστόσο, αυτή η γραμμική σχέση λιπαρών οξέων τροφής-ιστών δεν έχει τον ίδιο συντελεστή συσχέτισης και την ίδια κλίση για όλα τα πολυακόρεστα λιπαρά οξέα. Για παράδειγμα, σε ένα πείραμα των Bell et al. (2003) με το σολομό του Ατλαντικού (*S. salar*), τα 18:1ω-9, 18:2ω-6 και 18:3ω-3 βρέθηκαν σε χαμηλότερες συγκεντρώσεις στη σάρκα των ιχθύων από ό,τι στο σιτηρέσιό τους, ενώ αντίθετα το 22:6ω-3 βρέθηκε σε υψηλότερα ποσά στους ιστούς από ό,τι στην τροφή (Πίνακας 5.4). Αυτό έχει να κάνει με την επιλεκτική αποθήκευση κάποιων συγκεκριμένων λιπαρών οξέων και τον επιλεκτικό καταβολισμό κάποιων άλλων. Όπως έχει αναφερθεί σε άλλο σημείο, τα C<sub>18</sub> ΠΛΟ είναι τα πρώτα που θα χρησιμοποιηθούν από τον οργανισμό για την παραγωγή μεταβολικής ενέργειας, ενώ, αντίθετα, έχει παρατηρηθεί πως το 22:6ω-3 διατηρείται επιλεκτικά από τον οργανισμό, ιδιαίτερα όταν υπάρχει έλλειψη αυτού στο σιτηρέσιο (Bell et al., 2003· Tocher et al., 2003· Karapanagiotidis et al., 2007).

Στην πραγματικότητα, η ενσωμάτωση των λιπαρών οξέων στους διάφορους ιστούς των ιχθύων και των καρκινοειδών επηρεάζεται από διάφορες μεταβολικές διεργασίες, όπως είναι η β-οξειδωσή τους για την παραγωγή μεταβολικής ενέργειας, η λιπογεννητική δραστηριότητα του οργανισμού, οι βιοσυνθέσεις και οι ενδογενείς μετατροπές τους (αντιδράσεις επιμήκυνσης και αποκορεσμού της ανθρακικής αλυσίδας), αλλά και η επιλεκτική, εκ μέρους του οργανισμού, διατήρηση-κατακράτηση συγκεκριμένων λιπαρών οξέων για τη χρησιμοποίησή τους σε διάφορες κυτταρικές λειτουργίες (π.χ., παραγωγή ορμονών και άλλων ενδοκυτταρικών αγγελιοφόρων ουσιών). Αυτή η επιλεκτική διατήρηση συγκεκριμένων πολυακόρεστων λιπαρών οξέων γίνεται περισσότερο εμφανής όταν ο οργανισμός βρίσκεται σε κατάσταση ασιτίας, όπου επίσης μεταβάλλεται η συνολική σύσταση των λιπαρών οξέων του σώματός του. Όταν οι De Silva et al. (1997) διατήρησαν σε ασιτία ιχθύδια ενός υβριδίου κόκκινης τιλάπιας (*Oreochromis mossambicus* x *Oreochromis niloticus*) παρατήρησαν ότι μετά από λίγες εβδομάδες το ολικό λίπος των ιχθύων μειώθηκε και αποτελούνταν από χαμηλότερο ποσοστό σε μονοακόρεστα και αρκετά υψηλότερο ποσοστό σε πολυακόρεστα και ιδιαίτερα σε 22:6ω-3.

**Πίνακας 5.4**

Η συσχέτιση (συντελεστής και κλίση) των λιπαρών οξέων της τροφής με τα λιπαρά οξέα της σάρκας του εκτρεφόμενου σολομού (*S. salar*).

Λιπαρό οξύ	Συντελεστής συσχέτισης (r)	Κλίση	Τιμή Δ στην τροφή με ιχθυέλαιο	Τιμή Δ στην τροφή με έλαιο κραμβέλαιο
Ολικά κορεσμένα	0,95	0,93	1,2	3,2
18:1ω-9	1,00	0,66	4,8	-4,8
20:1ω-9	0,98	1,50	-0,5	1,1
22:1	0,99	1,59	-3,0	0,3
18:2ω-6	1,00	0,75	0,1	-3,1
18:3ω-3	0,99	0,67	-0,2	-2,5
20:5ω-3	0,95	0,46	-2,7	0,2
22:6ω-3	0,95	0,74	2,9	4,5

Σημ.: Υιοθετήθηκε και τροποποιήθηκε από Bell et al., 2001. Οι τιμές Δ αντιπροσωπεύουν τη διαφορά στη συγκέντρωση (gr λιπαρού οξέος/100 gr ολικών λιπαρών οξέων) των λιπαρών οξέων στην τροφή και των λιπαρών οξέων στη σάρκα του ιχθύ. Αρνητικές τιμές Δ δηλώνουν μικρότερες συγκεντρώσεις στη σάρκα από ό,τι στην τροφή, ενώ θετικές τιμές Δ δηλώνουν αναπόθεση του λιπαρού οξέος στη σάρκα σε σχέση με τη συγκέντρωσή του στην τροφή.

Η σύσταση των υδρόβιων ζωικών οργανισμών σε λιπαρά οξέα εξαρτάται κατά πολύ και από το αν ο οργανισμός αυτός είναι εκτρεφόμενος ή διαβιεί στο φυσικό του περιβάλλον (Rueda et al., 2001· Karapanagiotidis et al., 2006). Το προφίλ των λιπαρών οξέων των «άγριων» ιχθύων αντανακλά τη διαθεσιμότητα των λιπαρών οξέων της τροφικής τους αλυσίδας, ενώ εκείνο των εκτρεφόμενων ιχθύων μοιάζει με αυτό της τεχνητής ιχθυοτροφής τους. Στις περισσότερες συγκριτικές μελέτες έχει δειχθεί ότι οι εκτρεφόμενοι ιχθύς περιέχουν χαμηλότερα ποσοστά σε ω-3 ΠΛΟ και υψηλότερα ποσοστά σε ω-6 ΠΛΟ σε σχέση με τα ίδια είδη που διαβιούν στο φυσικό τους περιβάλλον (Serot et al., 1998· Grigorakis et al., 2002). Αυτό οφείλεται στο γεγονός ότι οι ιχθυοτροφές απαρτίζονται σε σημαντικό ποσοστό από συστατικά φυτικής προέλευσης, όπως, π.χ., άλευρα καλαμποκιού και σιταριού που είναι φτωχά σε ω-3 ΠΛΟ και πλούσια σε ω-6 ΠΛΟ. Ωστόσο, υπάρχουν και αντίθετες πε-

ριπτώσεις, ειδικότερα σε χορτοφάγα είδη, όπου οι εκτρεφόμενοι ιχθύες περιέχουν υψηλότερα ποσοστά των ω-3 ΠΛΟ στη σάρκα τους από ό,τι τα αντίστοιχα άγρια είδη, εξαιτίας της διατροφής των πρώτων με υψηλά επίπεδα ιχθυάλευρου και ιχθυέλαιου (Bergstrom, 1989· Rueda et al., 2001). Πέραν του γεγονότος ότι η φυσική τροφή των υδρόβιων οργανισμών πιθανώς να είναι πιο πλούσια σε ω-3 ΠΛΟ από ό,τι η τεχνητή ιχθυοτροφή, η κατάσταση είναι πολύ πιο περίπλοκη από ό,τι δείχνει λόγω του περίπλοκου μεταβολισμού και της βιοσύνθεσης των λιπαρών οξέων. Διαφορές μεταξύ εκτρεφόμενων και άγριων ιχθύων έχουν αναφερθεί επίσης και στα επίπεδα των 18:2ω-6, 20:4ω-6, και διαφόρων κορεσμένων και μονοακόρεστων λιπαρών οξέων (Rueda et al., 2001· Karapanagiotidis et al., 2006). Οι πλούσιες σε λίπη και ενέργεια τροφές που χρησιμοποιούνται κατά κόρον στις μέρες μας στις υδατοεκτροφές, μεταβάλλουν τη σύσταση των λιπαρών οξέων του σώματος των ιχθύων, με αποτέλεσμα να επηρεάζεται άμεσα τόσο η ίδια η ευζωία τους όσο και η λιπιδική τους θρεπτική αξία για τον άνθρωπο-καταναλωτή.

### 5.8.2 Υδάτινο περιβάλλον

Η σύσταση των διαφόρων ειδών ιχθύων και καρκινοειδών σε λιπαρά οξέα είναι ανάλογη με το αν το είδος αυτό διαβιεί στα εσωτερικά ή στα θαλάσσια ύδατα (Πίνακας 5.5). Γενικά, τα λιπίδια των ειδών που διαβιούν στη θάλασσα χαρακτηρίζονται από υψηλότερες συγκεντρώσεις σε  $C_{20}$  και  $C_{22}$  ω-3 ΠΛΟ, ιδιαίτερα σε 20:5ω-3 και 22:6ω-3, σε σχέση με τα είδη του γλυκού νερού που περιέχουν περισσότερα  $C_{18}$  ΠΛΟ και δη της ω-6 ομάδας, όπως το 18:2ω-6 (Sargent et al., 2002). Όπως έχει προαναφερθεί, αυτό οφείλεται στο ότι το θαλάσσιο φυτοπλαγκτόν και ζωοπλαγκτόν είναι πλουσιότερο σε 20:5ω-3 και 22:6ω-3 από ό,τι οι πλαγκτονικοί οργανισμοί που διαβιούν στα εσωτερικά ύδατα (Kenyon, 1972). Αυτή, ωστόσο, είναι μια γενίκευση που δεν θα πρέπει να θεωρείται απόλυτη, μιας και υπάρχουν πολλά είδη ιχθύων του γλυκού νερού, π.χ., ιριδιζουσα πέστροφα (*Onchorhynchus mykiss*), που περιέχουν υψηλότερα ποσοστά σε  $C_{20}$  και  $C_{22}$  ω-3 ΠΛΟ από πολλά θαλάσσια είδη. Συνήθως, η αναλογία ω-3/ω-6 ΠΛΟ στους θαλάσσιους ιχθύς και στα καρκινοειδή ποικίλλει από 4 έως 15, ενώ αντίθετα στους υδρόβιους ζωικούς οργανισμούς των εσωτερικών υδάτων είναι από 0,5 έως 4 με τις χαμηλότερες τιμές να ανιχνεύονται σε τροπικά είδη (Henderson and Tocher, 1987· Steffens, 1997).

Οι Sargent et al. (1989) περιέγραψαν την επίδραση των τροφικών αλυσίδων των θαλάσσιων και εσωτερικών υδάτων στα λιπίδια των ιχθύων. Οι θαλάσσιοι μονοκύτταροι φυτοπλαγκτονικοί οργανισμοί (μικροφύκος), οι οποίοι αποτελούν την πρωτογενή παραγωγή στα θαλάσσια οικοσυστήματα, περιέχουν ω-3 ΠΛΟ σε ποσοστά έως και 50% των ολικών τους λιπιδίων. Τα διάτομα συνήθως είναι πλούσια σε 20:5ω-3 και τα δινομαστιγωτά πλούσια σε 22:6ω-3. Τα ω-3 ΠΛΟ του θαλάσσιου φυτοπλαγκτόν θα δεσμευτούν από τους ζωοπλαγκτονικούς θηρευτές τους, όπως, π.χ., τα κωπήποδα, που με τη σειρά τους θα τα διοχετεύσουν σε εκείνα τα είδη ιχθύων και καρκινοειδών που τρέφονται κατά βάση με ζωοπλαγκτονικούς οργανισμούς όπως, π.χ., η ρέγγα (*C. harengus*), το σκουμπρί (*S. scombrus*) και ο γαύρος (*Engraulis encrasicolus*). Τα είδη αυτά με τη σειρά τους αποτελούν την κύρια λεία πολλών άλλων ειδών και έτσι τα ω-3 ΠΛΟ μεταβιβάζονται σε όλα τα επίπεδα της θαλάσσιας τροφικής αλυσίδας. Σε αντίθεση, το μικροφύκος των εσωτερικών υδάτων, όπως, π.χ., τα κυανοφύκη και τα χλωροφύκη, είναι πλούσιο σε 18:2ω-6 και φτωχό σε 20:5ω-3 και 22:6ω-3 (Ahlgren et al., 1992). Το κύριο ω-3 ΠΛΟ που συναντάται στο μικροφύκος των εσωτερικών υδάτων είναι το 18:3ω-3. Επιπρόσθετα, το μικροφύκος των εσωτερικών υδάτων περιέχει σε αφθονία το 18:2ω-6, το οποίο αντίθετα βρίσκεται σε ελάχιστες ποσότητες στο θαλάσσιο μικροφύκος (Ahlgren et al., 1992). Τα πράσινα φύλλα των χερσαίων και εσωτερικών υδρόβιων φυτών, που αποτελούν σημαντικό κομμάτι της τροφικής αλυσίδας των εσωτερικών υδάτινων οικοσυστημάτων, περιέχουν κυρίως 18:3ω-3, ενώ το 20:5ω-3 περιέχεται σε κάποια πρωτόγονα βρυόφυτα και φτέρες. Οι καρποί των χερσαίων φυτών, που μπορεί να αποτελέσουν βασικό συστατικό της τροφής των ιχθύων των εσωτερικών υδάτων, περιέχουν πολύ μεγάλες ποσότητες 18:2ω-6. Τα υδρόβια έντομα των εσωτερικών υδάτων, που μπορεί να αποτελέσουν σημαντικό μερίδιο του καθημερινού γεύματος των ιχθύων, είναι πλούσια σε 18:2ω-6 και 18:3ω-3, αλλά σχετικά φτωχά σε 20:4ω-6 και 20:5ω-3 με ίχνη ή καθόλου 22:6ω-3 (Sargent et al., 1989). Το 20:4ω-6 βρίσκεται σε υψηλές συγκεντρώσεις σε κάποια είδη μυκήτων, όπως το *Mortierella alliacea* (Aki et al., 2001). Γενικά, οι συγκεντρώσεις των 20:5ω-3 και 22:6ω-3 είναι κάπως μειωμένες στους ιχθύς και στα καρκινοειδή των εσωτερικών υδάτων σε σχέση με αυτές των θαλάσσιων υδάτων. Ωστόσο, δεν θα πρέπει να παραβλέπεται το γεγονός πως στην πλειονότητά τους οι υδρόβιοι οργανισμοί, είτε διαβιούν στα θαλάσσια είτε στα εσωτερικά ύδατα, είναι οι πιο πλούσιες πηγές σε C<sub>20</sub> και C<sub>22</sub> ω-3 ΠΛΟ στη φύση.

Οι διαφορές που συναντάμε στη σύσταση των λιπαρών οξέων των ιχθύων, μεταξύ εσωτερικών και θαλάσσιων υδάτων, ισχύουν και στα αμφίδρομα είδη. Για παράδειγμα, η αναλογία των  $\omega$ -6/ $\omega$ -3 στα φωσφολιπίδια του μυϊκού ιστού του ασιατικού πλεκόγλωσσου (*P. altivelis*) μεταβλήθηκε από 0,04 σε 0,46 μόλις σε ένα μήνα, καθώς μετανάστευσε από τη θάλασσα προς τα ποτάμια (Πίνακας 5.6). Η αντίστροφη αλλαγή στο λόγο  $\omega$ -6/ $\omega$ -3 παρατηρήθηκε στον ιαπωνικό σολομό (*Oncorhynchus masou masou*), καθώς μετανάστευσε από τα εσωτερικά ύδατα προς τη θάλασσα (Πίνακας 5.6).

### Πίνακας 5.5

Χαρακτηριστικά επίπεδα των  $\omega$ -3 και  $\omega$ -6 πολυακόρεστων λιπαρών οξέων στα λιπίδια του μυϊκού ιστού διαφόρων ειδών ιχθύων και καρκινοειδών (ως gr/100 gr ολικών λιπαρών οξέων).

	18:2 $\omega$ -6	18:3 $\omega$ -3	20:4 $\omega$ -6	20:5 $\omega$ -3	22:6 $\omega$ -3	$\omega$ -3/ $\omega$ -6	Πηγή
<b>Θερά εσωτερικά ύδατα</b>							
<i>Silurus asotus</i>	5,2	2,5	2,2	2,3	4,9	1,4	1
<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	4,3	7,0	3,3	6,6	2,0	2,0	2
<i>Channa striatus</i>	8,2	0,5	2,2	0,3	1,5	0,7	3
<i>Cyprinus carpio</i>	7,9	2,9	8,6	8,8	6,5	1,1	2
<i>Oreochromis niloticus</i>	9,0	0,8	1,5	0,8	9,0	0,8	4
<b>Ψυχρά εσωτερικά ύδατα</b>							
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	4,6	5,2	2,2	5,0	19,0	4,2	2
<i>Perca fluviatilis</i>	1,5	0,5	9,1	8,8	26,5	2,7	5
<i>Rutilus rutilus</i>	4,5	2,8	5,5	10,7	14,9	2,8	5
<b>Θαλάσσια ύδατα</b>							
<i>Clupea harengus</i>	0,7	0,3	0,4	7,4	3,9	7,7	2
<i>Sardina pilchardus</i>	0,6	---	0,8	17,8	10,8	21,9	6
<i>Salmo salar</i>	2,7	4,6	4,2	5,1	17,6	4,0	7
<i>Salmo salar</i> (εκτρεφόμενος)	5,4	0,9	10,6	5,7	11,9	1,2	7
<i>Diplodus sargus</i>	2,3	0,3	3,1	5,0	11,5	2,7	8
<i>Sparus aurata</i>	6,9	0,1	0,7	5,4	15,3	2,6	8

	18:2ω-6	18:3ω-3	20:4ω-6	20:5ω-3	22:6ω-3	ω-3/ω-6	Πηγή
<b>Θερμά εσωτερικά ύδατα (συνέχεια)</b>							
<i>Thunnus thynnus</i>	1,8	1,2	4,1	7,5	26,4	4,7	9
<i>Gadus morhua</i>	1,2	---	1,5	16,3	36,1	15,2	9
<b>Καρκνοειδή</b>							
<i>Eriocheir sinensis</i>	4,4	1,4	8,3	18,5	10,1	1,7	10
<i>Carcinus maenas</i>	0,8	0,3	7,3	26,8	5,4	2,6	10
<i>Homarus vulgaris</i>	1,8	0,5	5,1	22,1	14,7	1,3	10
<i>Penaeus semisulcatus</i>	1,6	0,4	6,5	12,5	12,2	3,1	11
<i>Metapenaeus monoceros</i>	1,1	0,2	13,6	12,0	10,1	1,4	11
<i>Penaeus kerathurus</i>	0,9	---	9,2	6,9	7,8	1,4	12

Σημείωση: 1: Shirai et al. (2002), 2: Steffens (1997), 3: Rahman et al. (1995), 4: Karapanagiotidis et al. (2006), 5: Ahlgren et al. (1994), 6: Bandarra et al. (1997), 7: USDA (2007), 8: Ozyurt et al. 2005, 9: Hearn et al., (1987), 10: Chapelle (1977), 11: Yanar and Celik (2005), 12: Sinanoglou et al. (2008).

Πέραν των διαφορών που υπάρχουν ως προς τα λιπίδια των εσωτερικών και θαλάσσιων οργανισμών που αποτελούν τις τροφικές αλυσίδες, οι παραπάνω διαφορές έχουν να κάνουν επίσης και με το ρόλο των πολυακόρεστων λιπαρών οξέων στη διαπερατότητα και ελαστικότητα των κυτταρικών μεμβρανών. Έχει δειχθεί πως η ίδια η αλατότητα προκαλεί αύξηση των κορεσμένων και των ω-3 ΠΛΟ στο λιπώδη συνδετικό ιστό της πέστροφας, ενώ αντίθετα προκάλεσε μείωση των μονοακόρεστων και των ω-6 ΠΛΟ (Haliloglu et al., 2004) (Πίνακας 5.7).

**Πίνακας 5.6**

Αλλαγές στην ποσοστιαία σύσταση των λιπαρών οξέων των φωσφολιπιδίων του μυϊκού ιστού των ψαριών κατά τις μεταναστεύσεις τους από τη θάλασσα προς τα εσωτερικά ύδατα και αντίστροφα.

	Ασιατικός πλεκόγλωσσος ( <i>Plecoglossus altivelis</i> )		Ιαπωνικός σολομός ( <i>Oncorhynchus masou masou</i> )	
	Απρίλιος Θάλασσα	Μάιος Εσωτερικά ύδατα	Μάιος Εσωτερικά ύδατα	Ιούνιος Θάλασσα
<b>Λιπαρό οξύ</b>				
14:0	2,3	8,6	1,9	2,2
16:0	22,6	31,8	30,1	27,0
16:1	3,2	11,3	4,5	2,9
18:0	4,4	8,1	4,0	5,9
18:1	9,6	18,9	11,2	13,5
18:2ω-6	0,9	1,5	1,3	0,6
18:3ω-3	0,8	0,9	1,2	0,5
18:4ω-3	1,0	0,7	0,4	0,5
20:1	0,5	---	0,6	1,8
20:4ω-6	1,3	1,3	2,3	0,9
20:5ω-3	10,9	1,4	8,5	7,6
22:1	---	---	---	0,5
22:5ω-3	1,5	1,1	2,1	2,2
22:6ω-3	34,5	2,1	26,3	31,6
ΚΛΟ	31,8	53,8	37,5	36,0
ΜΛΟ	16,1	35,9	18,6	19,2
ω-6 ΠΛΟ	2,2	3,2	4,0	1,5
ω-3 ΠΛΟ	49,4	6,9	39,8	43,3
ω-6/ω-3	0,04	0,46	0,10	0,03

Σημ.: Υιοθετήθηκε και τροποποιήθηκε από Castell (1979). Οι τιμές είναι % επί των ολικών λιπαρών οξέων. ΚΛΟ = κορεσμένα λιπαρά οξέα, ΜΛΟ = μονοακόρεστα λιπαρά οξέα, ΠΛΟ = πολυακόρεστα λιπαρά οξέα.



### 5.8.3 Θερμοκρασία νερού

Η θερμοκρασία του νερού και οι εποχικές μεταβολές της μπορεί επίσης να μεταβάλλει τη σύσταση των λιπαρών οξέων των ιχθύων και των καρκινοειδών. Κατά κανόνα, όσο πιο ψυχρά είναι τα νερά τόσο υψηλότερες είναι και οι συγκεντρώσεις των  $\omega$ -3 C<sub>20</sub> και C<sub>22</sub> ΠΛΟ στα λιπίδια των οργανισμών (Farkas, 1984). Στον Πίνακα 5.5 φαίνεται, για παράδειγμα, πως τα σολομοειδή που είναι είδη που διαβιούν σε ψυχρά υδάτινα περιβάλλοντα περιέχουν υψηλότερα επίπεδα των 20:5 $\omega$ -3 και 22:6 $\omega$ -3 και υψηλότερες αναλογίες  $\omega$ -3/ $\omega$ -6 από ό,τι άλλα είδη, όπως η τσιπούρα (*S. aurata*) και η τιλάπια (*O. niloticus*), που διαβιούν στις εύκρατες και τροπικές περιοχές του πλανήτη, αντίστοιχα. Σχετικά πειράματα έχουν αποδείξει ξεκάθαρα πως η μείωση της θερμοκρασίας του νερού οδηγεί σε αύξηση της αναλογίας  $\omega$ -3/ $\omega$ -6 στους ιστούς των οργανισμών (Πίνακας 5.8).

#### Πίνακας 5.7

Σύγκριση της σύστασης των λιπαρών οξέων (% των ολικών λιπαρών οξέων) στο λιπώδη ιστό της εκτρεφόμενης πέστροφας (*O. mykiss*), στο θαλασσινό και στο γλυκό νερό.

Λιπαρό οξύ	Θαλασσινό νερό	Γλυκό νερό
14:0	7,12 ± 0,32	3,70 ± 0,28
15:0	0,69 ± 0,05	0,49 ± 0,05
16:0	17,30 ± 0,35	16,00 ± 0,31
17:0	0,35 ± 0,03	0,28 ± 0,03
18:0	2,23 ± 0,19	2,82 ± 0,17
ΚΛΟ	27,4 ± 0,47	23,40 ± 0,42
16:1 $\omega$ -9	0,41 ± 0,04	0,57 ± 0,04
16:1 $\omega$ -7	9,36 ± 0,46	6,82 ± 0,61
18:1 $\omega$ -9	22,50 ± 0,61	36,00 ± 0,55
20:1 $\omega$ -9	0,68 ± 0,09	0,84 ± 0,10
ΜΛΟ	34,30 ± 0,83	45,90 ± 0,74

Λιπαρό οξύ	Θαλασσινό νερό	Γλυκό νερό
18:2ω-6	11,90 ± 0,58	16,90 ± 0,51
18:3ω-6	0,42 ± 0,06	0,56 ± 0,05
20:2ω-6	0,58 ± 0,10	0,79 ± 0,07
20:3ω-6	0,51 ± 0,08	0,81 ± 0,07
20:4ω-6	0,71 ± 0,06	0,79 ± 0,05
ω-6 ΠΛΟ	14,8 ± 0,54	19,80 ± 0,49
18:4ω-3	1,78 ± 0,05	0,88 ± 0,04
20:5ω-3	5,38 ± 0,23	1,88 ± 0,26
22:5ω-3	1,71 ± 0,06	0,52 ± 0,06
22:6ω-3	12,40 ± 0,79	6,50 ± 0,71
ω-3 ΠΛΟ	20,90 ± 0,96	9,70 ± 0,86
ω-3/ω-6 ΠΛΟ	1,39 ± 0,08	0,48 ± 0,08
20:5ω-3 / 22:6ω-3	0,45 ± 0,02	0,29 ± 0,02

Σημ.: Υιοθετήθηκε και τροποποιήθηκε από Haliloglu et al. (2004). Οι ιχθύες ταΐστηκαν με την ίδια τροφή. ΚΛΟ = κορεσμένα λιπαρά οξέα, ΜΛΟ = μονοακόρεστα λιπαρά οξέα, ΠΛΟ = πολυακόρεστα λιπαρά οξέα.

### Πίνακας 5.8

Η επίδραση της θερμοκρασίας του νερού στη σύσταση των λιπαρών οξέων των ιχθύων.

Λιπαρό οξύ	Κουνουπόψαρο ( <i>Gambusia affinis</i> ) μυϊκός ιστός		Χρυσόψαρο ( <i>Carassius auratus</i> ) Έντερο	
	14-15 °C	26-27 °C	30 °C	32 °C
14:0	1,3	1,6	---	---
16:0	14,7	16,0	15,6	17,3
16:1	20,0	19,8	2,2	0,9
18:0	5,4	6,5	12,4	19,5

Λιπαρό οξύ	Κουνουπόψαρο ( <i>Gambusia affinis</i> ) μυϊκός ιστός		Χρυσόψαρο ( <i>Carassius auratus</i> ) Έντερο	
	14-15 °C	26-27 °C	30 °C	32 °C
18:1	31,8	30,8	7,7	11,9
18:2ω-6	7,3	7,9	14,3	21,1
18:3ω-3	---	---	---	---
18:4ω-3	0,4	1,0	---	---
20:1	5,0	5,1	2,2	1,2
20:2	---	---	1,6	4,2
20:3	---	---	3,9	6,4
20:4ω-6	4,0	4,5	13,7	6,0
20:5ω-3	1,2	1,2	---	---
22:5ω-3	2,1	1,4	3,0	2,9
22:6ω-3	5,9	3,6	18,2	5,0
ΚΛΟ	21,4	24,1	28,0	36,8
ΜΛΟ	56,8	55,7	12,1	14,0
ω-6 ΠΛΟ	11,3	12,4	28,0	27,1
ω-3 ΠΛΟ	9,6	7,2	21,2	8,4
ω-3/ω-6	0,84	0,58	0,75	0,31

Σημ.: Υιοθετήθηκε και τροποποιήθηκε από Castell (1979). Οι τιμές αντιπροσωπεύουν εκατοστιαία ποσοστά των επιμέρους λιπαρών οξέων επί των ολικών λιπαρών οξέων. ΚΛΟ = κορεσμένα λιπαρά οξέα, ΜΛΟ = μονοακόρεστα λιπαρά οξέα, ΠΛΟ = πολυακόρεστα λιπαρά οξέα.

Εποχικές διακυμάνσεις στη σύσταση των λιπαρών οξέων επίσης έχουν καταγραφεί (Πίνακας 5.9). Οι εποχικές διαφορές στη λιπιδική σύσταση οφείλονται όχι μόνο στις εποχικές μεταβολές της θερμοκρασίας, αλλά και στη διαφορετική σύσταση της φυσικής τροφής που μεταβάλλεται με την εποχή. Επίσης, ένας άλλος κύριος παράγοντας που μεταβάλλει τη λιπιδική σύσταση των οργανισμών εποχιακά είναι και η αναπαραγωγική ωρίμανσή τους. Στο παράδειγμα του Πίνακα 5.9 φαίνεται πως κατά την αναπαραγωγική περίοδο των ειδών της οικογένειας των *Gadidae*, που συμβαίνει την άνοιξη προς το

καλοκαίρι, τα επίπεδα των κορεσμένων λιπαρών οξέων, του 20:5ω-3 και του 22:6ω-3 στο μυϊκό ιστό είναι αυξημένα σε σχέση με τα φθινοπωρινά επίπεδα. Κατά την αναπαραγωγική ωρίμανση και την ωοαπόθεση, ο οργανισμός διοχετεύει συγκεκριμένα λιπαρά οξέα, όπως, για παράδειγμα, τα 16:0, 20:4ω-6, 20:5ω-3 και 22:6ω-3, προς τις γονάδες και τα αυγά, επηρεάζοντας έτσι τη λιπιδική σύσταση των άλλων ιστών, όπως του μυϊκού και του ηπατικού. Όταν σαρδέλες του Ειρηνικού (*Sardinops sagax*) σιτίστηκαν με σύμπληκτα που περιείχαν μειωμένα επίπεδα των 20:5ω-3 και 22:6ω-3, η λιπιδική σύσταση των ωοθηκών έμεινε ανεπηρέαστη με τα 20:5ω-3 και 22:6ω-3 να διατηρούνται σε υψηλά επίπεδα, σε αντίθεση με τη λιπιδική σύσταση του αίματος και του μεσεντέριου λίπους που εμφάνισε μειωμένα επίπεδα αυτών των λιπαρών οξέων (Ackman, 1989). Η διατήρηση υψηλών επιπέδων των πολυακόρεστων λιπαρών οξέων στα αυγά αποσκοπεί στην επιτυχημένη εκκόλαψή τους. Για παράδειγμα, έχει παρατηρηθεί πως το ποσοστό εκκόλαψης των αυγών του κυπρίνου (*C. carpio*) είναι χαμηλότερο όταν τα λιπίδια των αυγών περιέχουν χαμηλά επίπεδα σε 22:6ω-3 (Ackman, 1989).

### Πίνακας 5.9

Εποχιακές διακυμάνσεις στη σύσταση των λιπαρών οξέων (% των ολικών λιπαρών οξέων) του μυϊκού ιστού 5 ειδών της οικογένειας των Gadidae στη θάλασσα της Ισλανδίας.

		ΠΛΟ	ΜΛΟ	ΚΛΟ	20:5ω-3	22:6ω-3
Μαυροπολλάκιος ( <i>Pollachius virens</i> )	Άνοιξη	45,4	34,7	19,9	6,3	9,4
	Καλοκαίρι	21,1	28,2	50,7	9,0	7,9
	Φθινόπωρο	32,9	38,2	29,0	6,8	6,2
Μελανόγραμμαμος γάδος ( <i>Melanogrammus aeglefinus</i> )	Άνοιξη	45,3	33,8	20,9	12,1	14,1
	Καλοκαίρι	30,2	24,3	45,5	14,5	7,0
	Φθινόπωρο	33,5	47,3	19,2	13,5	5,6
Μπρόσμιος ( <i>Brosme brosme</i> )	Άνοιξη	37,8	42,0	20,3	7,8	10,9
	Καλοκαίρι	23,9	31,4	44,7	6,9	10,7
	Φθινόπωρο	39,3	33,5	27,2	6,7	9,0

		ΠΛΟ	ΜΛΟ	ΚΛΟ	20:5ω-3	22:6ω-3
Ποντικόψαρο ( <i>Molva molva</i> )	Άνοιξη	30,3	48,9	20,8	6,6	9,4
	Καλοκαίρι	26,7	23,3	50,0	6,3	8,3
	Φθινόπωρο	34,8	35,5	29,8	4,8	5,4
Γάδος ( <i>Gadus morhua</i> )	Άνοιξη	36,5	20,8	19,3	10,1	9,7
	Καλοκαίρι	28,8	50,0	47,1	9,7	8,3
	Φθινόπωρο	34,8	29,8	24,3	8,5	6,0

Σημ.: Υιοθετημένο και τροποποιημένο από Falch et al. (2006). ΚΛΟ = κορεσμένα λιπαρά οξέα, ΜΛΟ = μονοακόρεστα λιπαρά οξέα, ΠΛΟ = πολυακόρεστα λιπαρά οξέα.

## 5.9 Τα λιπίδια ως πηγές ενέργειας στις ιχθυοτροφές

Μια από τις βασικές λειτουργίες των λιπιδίων για τον οργανισμό είναι, όπως ήδη προαναφέρθηκε, η παραγωγή μεταβολικής ενέργειας. Στην πραγματικότητα τα λιπίδια αποτελούν τις πιο πλούσιες ενεργειακές πηγές για τον οργανισμό αφού η πρόσληψη 1 gr λιπιδίων προσδίδει περίπου 38 KJ ενέργειας, δηλαδή περίπου 2,5 φορές περισσότερη ενέργεια από ό,τι η πρόσληψη 1 gr υδατανθράκων και 1,8 φορές από ό,τι η πρόσληψη 1 gr πρωτεϊνών. Τα λιπίδια είναι οι κύριες πηγές ενέργειας για όλα τα είδη των καρκινοειδών και των ιχθύων, ιδιαίτερα όμως των σαρκοφάγων τα οποία δεν είναι ικανά να πέτουν μεγάλες ποσότητες υδατανθράκων. Αντίθετα, τα χορτοφάγα και τα παμφάγα είδη είναι περισσότερο ικανά, μέσω συγκεκριμένων μικροοργανισμών του εντέρου τους, στο να πέτουν και να εκμεταλλεύονται ενεργειακά τα σάκχαρα και τους πιο σύνθετους πολυσακχαρίτες των υδατανθράκων που περιέχονται σε σημαντικά ποσοστά στις τροφές φυτικής προέλευσης. Έτσι οι τεχνητές ιχθυοτροφές καταρτίζονται με τέτοιο τρόπο ώστε να εμπεριέχουν υψηλά ποσοστά των περισσότερο εύπεπτων πρωτεϊνών και λιπιδίων. Καθώς η πρωτεΐνη αποτελεί το θρεπτικό συστατικό που αποδίδει περισσότερο σε σωματική ανάπτυξη, η επιθυμία στον καταρτισμό των ιχθυοτροφών είναι να παρέχεται στους εκτρεφόμενους ιχθύς ένα άριστο επίπεδο πρωτεϊνών για την ικανοποίηση των αναγκών τους σε αμινοξέα και τον άριστο ρυθμό ανάπτυξής τους, ενώ παράλληλα οι ενεργειακές ανάγκες τους να ικανοποιούνται μέσω των άλλων θρεπτικών συστατικών και

κυρίως μέσω των πλούσιων ενεργειακά λιπιδίων. Κάποια ποσότητα πρωτεΐνης αναπόφευκτα θα χρησιμοποιηθεί από τον οργανισμό για ενέργεια μέσω της απευθείας πρωτεϊνόλυσης ή κατόπιν της μετατροπής των αμινοξέων σε γλυκόζη μέσω της γλυκονεογένεσης. Ωστόσο, αυτές οι διεργασίες μπορούν να ελαχιστοποιηθούν με τη χρησιμοποίηση υψηλών επιπέδων λιπιδίων (ή και υδατανθράκων όταν πρόκειται για χορτοφάγα είδη) στις ιχθυοτροφές, με σκοπό την παραγωγή μεταβολικής ενέργειας αποκλειστικά από αυτά και τη διατήρηση, κατά αυτόν τον τρόπο, του επιπέδου της διαιτητικής πρωτεΐνης αποκλειστικά για ανάπτυξη. Η επίδραση αυτή των λιπιδίων (και των υδατανθράκων) στη διατήρηση της πεπτής πρωτεΐνης για ανάπτυξη και όχι για ενέργεια αναφέρεται στη διεθνή βιβλιογραφία ως «protein sparing effect».

Εξαιτίας αυτών των μεταβολικών αλληλεπιδράσεων μεταξύ πρωτεϊνών, λιπιδίων και υδατανθράκων, δεν έχει νόημα ο καθορισμός του ακριβούς ποσοστού συμμετοχής των λιπιδίων στο σιτηρέσιο των ιχθύων και των καρκινοειδών. Ωστόσο, είναι γενικά αποδεκτό πως ένα ποσοστό μεταξύ 10-20% επί της ξηρής ουσίας του σιτηρεσίου είναι αρκετό στο να επιτρέπει στην πρωτεΐνη να χρησιμοποιηθεί αποτελεσματικότερα για την ανάπτυξη των σαρκοφάγων ειδών ιχθύων, και παράλληλα να αποφευχθεί η εναπόθεση υπερβολικής ποσότητας λιπιδίων στους ιστούς τους (Cowe and Sargent, 1979; Sargent et al., 1989). Με άλλα λόγια, το ποσοστό συμμετοχής των λιπιδίων στο σιτηρέσιο εξαρτάται από εκείνο των πρωτεϊνών και σε μερικές περιπτώσεις, όπως στα κυπρινοειδή, στο ποσοστό συμμετοχής των υδατανθράκων.

Στην εποχή μας, ωστόσο, χρησιμοποιούνται ολοένα και υψηλότερα επίπεδα λιπιδίων στις ιχθυοτροφές, που στις περισσότερες περιπτώσεις αποδίδουν υψηλότερους ρυθμούς ανάπτυξης των ιχθύων. Για παράδειγμα, η αύξηση του ποσοστού των λιπιδίων από 14% σε 20% στο σιτηρέσιο, με παράλληλη μείωση αυτού των πρωτεϊνών από 44% σε 37%, βελτίωσε σημαντικά την ανάπτυξη της πέστροφας (*O. mykiss*) και τη γενικότερη αξιοποίηση της τροφής της (Cottraze, 2001). Στις ιχθυοτροφές που χρησιμοποιούνται για την εκτροφή των σολομοειδών, το επίπεδο των λιπιδίων έχει φτάσει να αποτελεί το 30% της ξηρής ουσίας της ιχθυοτροφής. Μέχρι σήμερα, και για όλα τα γνωστά είδη που εκτρέφονται, δεν αναφέρεται ποια είναι τα μέγιστα επίπεδα των λιπιδίων που μπορούν να χορηγηθούν στα σιτηρέσια τους. Καταρχήν παραμένει ακόμα αδιευκρίνιστο το τι ακριβώς εννοούμε σιτηρέσιο υψηλής ενέργειας ή σιτηρέσιο με υψηλά ποσοστά λιπών και ελαίων. Οι έρευνες σε

αυτό το αντικείμενο είναι περιορισμένες και οι λιγιστές που υπάρχουν αναφέρονται στα τέσσερα πιο δημοφιλή είδη ιχθύων που εκτρέφονται στην Ευρώπη: το σολομό του Ατλαντικού (*S. salar*), την ιριδιζουσα πέστροφα (*O. mykiss*), την τσιπούρα (*S. aurata*) και το λαβράκι (*D. labrax*). Η αύξηση του ποσοστού των λιπιδίων σε 21% στο σιτηρέσιο της ιριδιζουσας πέστροφας (*O. mykiss*) οδήγησε σε υψηλότερη ανάπτυξη συγκριτικά με σιτηρέσια που περιείχαν 8% και 11% (Luzanna et al., 1994). Στο σολομό του Ατλαντικού (*S. salar*) μελετήθηκε η επίδραση πολύ υψηλότερων ποσοστών λιπιδίων στην τροφή (38% και 47%), τα οποία απέδωσαν υψηλότερους ρυθμούς ανάπτυξης συγκριτικά με μια τροφή που περιείχε 31% λιπίδια (Hemre and Sandnes, 1999). Ένας περιορισμός στη μέγιστη συμμετοχή των λιπιδίων στο σιτηρέσιο αποδείχθηκε σε μία μελέτη με το λαβράκι (*D. labrax*), όπου η τροφή με 24% λιπίδια οδήγησε σε καλύτερη ανάπτυξη σχετικά με τροφές που περιείχαν 30%, 12% και 18% λιπίδια (Peres and Oliva-Teles, 1999). Πιθανώς, ωστόσο, το άριστο-μέγιστο ποσοστό των λιπιδίων στην τροφή να εξαρτάται και από το στάδιο ανάπτυξης, αφού ιχθύδια τσιπούρας (*S. aurata*) που διατρέφθηκαν με σιτηρέσιο που περιείχε 20% λιπίδια είχαν την ίδια ανάπτυξη συγκριτικά με εκείνα που διατρέφθηκαν με σιτηρέσιο που περιείχε 12% λιπίδια (Salhi et al., 1994).

Τα υψηλά επίπεδα λιπιδίων που χρησιμοποιούνται στις ιχθυοτροφές, κυρίως μέσω της χορήγησης υψηλών επιπέδων ιχθυέλαιων, μπορεί να επιφέρουν και αρνητικά αποτελέσματα. Καταρχήν λόγω της υπερβολικής πρόσληψης λιπιδίων είναι πιθανόν να επιβραδυνθεί ο ρυθμός απορρόφησής τους από τον οργανισμό, επιφέροντας έτσι συσσώρευση μη αποθηκευμένου λίπους περισπλαχνικά. Επίσης, τα πολυακόρεστα λιπαρά οξέα που περιέχονται σε υψηλά ποσοστά στα ιχθυέλαια είναι πολύ ευαίσθητα στην οξειδωση και στις υψηλές θερμοκρασίες με αποτέλεσμα να ελλοχεύουν κινδύνους κατά την αποθήκευση και συντήρηση των ιχθυοτροφών. Ως εκ τούτου, η υψηλή διατροφική αξία των πολυακόρεστων λιπαρών οξέων που περιέχονται στις ιχθυοτροφές μπορεί να αποβεί αρνητικός παράγοντας, αν δεν δοθεί η απαιτούμενη προσοχή στην προετοιμασία και στην αποθήκευση των τροφών. Θα πρέπει να χρησιμοποιούνται μόνο φρέσκα έλαια και οι ιχθυοτροφές να εσωκλείονται σε αεροστεγείς σάκους, να αποθηκεύονται σε χαμηλές θερμοκρασίες και σε ελάχιστη έκθεση στην ηλιακή ακτινοβολία.

Η εναπόθεση οξειδωμένων πολυακόρεστων στα φωσφολιπίδια των κυτταρικών μεμβρανών έχει ως αποτέλεσμα τη διατάραξη της διαπερατότητας



τους, αλλά και την καταστροφή της ίδιας της κυτταρικής δομής που μπορεί να οδηγήσει σε παθολογικές καταστάσεις των κυττάρων και των ιστών. Επίσης, τα προϊόντα της οξειδωσης των λιπιδίων μπορεί να αντιδράσουν με τα άλλα θρεπτικά συστατικά της τροφής, όπως πρωτεΐνες, βιταμίνες κλπ., με αποτέλεσμα να μειώσουν τα διαθέσιμα επίπεδα αυτών για τον οργανισμό. Περαιτέρω, τα προϊόντα οξειδωσης των λιπιδίων μπορεί να καταστούν τοξικά για τον οργανισμό. Για παράδειγμα, όταν οξειδωμένα ιχθυάλευρα από ρέγγες και μπακαλιάρους συμπεριλήφθηκαν σε ιχθυοτροφές προκάλεσαν αναιμία, λήθαργο, κιτρίνισμα του ήπατος και σκούρο χρωματισμό στο δέρμα του σολομού του Ειρηνικού (*Oncorhynchus tshawytscha*) (Sargent et al., 2002). Ο μειωμένος ρυθμός ανάπτυξης, η ανορεξία, ο μειωμένος συντελεστής μετατρεψιμότητας της τροφής και τα αυξημένα ποσοστά θνησιμότητας αποτελούν κοινά συμπτώματα στους ιχθύς που διατρέφονται με οξειδωμένα λιπίδια.

Τα αρνητικά αποτελέσματα της οξειδωσης των λιπιδίων μπορούν να αποφευχθούν με την προσθήκη επαρκών ποσοτήτων αντιοξειδωτικών ουσιών στις ιχθυοτροφές. Μια τέτοια ουσία είναι η άλφα-τοκοφερόλη που αποτελεί την πιο δραστική μορφή της βιταμίνης E και η οποία έχει μεγάλη αντιοξειδωτική δράση στον οργανισμό. Το ποσοστό συμμετοχής της βιταμίνης E στην ιχθυοτροφή θα πρέπει να αυξάνει ανάλογα με την αύξηση του ποσοστού συμμετοχής των πολυακόρεστων λιπαρών οξέων. Μεταξύ άλλων αντιοξειδωτικών ουσιών συμπεριλαμβάνονται τα διάφορα καροτενοειδή (β-καροτένιο, ασταξανθίνη, κασταξανθίνη), αλλά και το ασκορβικό οξύ (βιταμίνη C) και το σελήνιο τα οποία συνεργούν στην αποτελεσματικότερη αντιοξειδωτική δράση της βιταμίνης E.

### **5.10 Η χρησιμοποίηση των ιχθυάλευρων και των ιχθυέλαιων στις ιχθυοτροφές**

Ο υψηλός ρυθμός ανάπτυξης της παγκόσμιας παραγωγής των υδατοεκτροφών υποδηλώνει πως και η ζήτηση για τεχνητές ιχθυοτροφές έχει αυξηθεί με ανάλογο ρυθμό. Οι υδατοεκτροφές στην Ευρώπη χρησιμοποιούν σαρκοφάγα είδη, κυρίως σολομό του Ατλαντικού (*S. salar*), ιριδιζουσα πέστροφα (*O. mykiss*), τσιπούρα (*S. aurata*) και λαβράκι (*D. labrax*), οι ιχθυοτροφές των οποίων εμπεριέχουν μεγάλες ποσότητες ιχθυάλευρων και ιχθυέλαιων.

λαιων. Μέχρι πρόσφατα αυτή η πρακτική θεωρούνταν ορθολογική, καθώς το ιχθυάλευρο είναι πλούσιο στα απαραίτητα αμινοξέα, ελκυστικό και εύπεπτο για τους εκτρεφόμενους ιχθύς, αλλά και άμεσα διαθέσιμο και φτηνό για τους παραγωγούς. Επιπρόσθετα, το ιχθυέλαιο ικανοποιεί τις υψηλές απαιτήσεις των ιχθύων για ω-3 λιπαρά οξέα, και ιδιαίτερα για 20:5ω-3 και 22:6ω-3, τα οποία είναι δυσεύρετα σε άλλα συστατικά-πρώτες ύλες των ιχθυοτροφών.

Τα ιχθυάλευρα και ιχθυέλαια παράγονται κυρίως από την αλιεία συγκεκριμένων ιχθυαποθεμάτων, τα οποία πλέον έχουν φτάσει στα όρια της βιωσιμότητάς τους, με αποτέλεσμα η παγκόσμια παραγωγή ιχθυάλευρων (περίπου 6-7 εκ. τόνοι ετησίως) και ιχθυέλαιων (περίπου 1 εκ. τόνοι ετησίως) να παραμένει στάσιμη τα τελευταία 20 χρόνια (Pike, 2005). Υπολογίστηκε πως το 2010 περισσότερο από το 85% της παγκόσμιας παραγωγής ιχθυέλαιου και περίπου το 60% της παγκόσμιας παραγωγής ιχθυάλευρου χρησιμοποιήθηκε στις υδατοεκτροφές (Tacon, 2004· Jackson, 2009). Πέρα, όμως, από την πιθανή μελλοντική μείωση της διαθεσιμότητας των ιχθυέλαιων και ιχθυάλευρων, επιπλέον έχουν διεγερθεί ηθολογικές αντιδράσεις σχετικά με τη χρησιμοποίηση αλιευμένων ιχθύων με σκοπό την παραγωγή ζωοτροφών και όχι για την απευθείας κατανάλωσή τους από τον άνθρωπο, ιδιαίτερα όταν ένα μεγάλο μέρος του παγκόσμιου ανθρώπινου πληθυσμού υποσιτιζείται από πρωτεΐνη ζωικής προέλευσης. Επιπρόσθετα, διάφοροι οικολογικοί και μη κυβερνητικοί οργανισμοί ολοένα και περισσότερο εκφράζουν την ανησυχία τους για την αειφορική διαχείριση των ιχθυαποθεμάτων που προορίζονται για την παραγωγή ιχθυέλαιων και ιχθυάλευρων και για την πιθανή υποβάθμιση που υπόκειται η τροφική αλυσίδα των θαλάσσιων θηλαστικών και πουλιών. Σε όλα αυτά να προστεθεί πως τα επίπεδα των πολυχλωριωμένων διφαινυλίων (PCBs) και διοξινών σε κάποια ιχθυέλαια του βόρειου ημισφαιρίου έχουν ξεπεράσει τα νέα όρια που έχει θέσει η Ευρωπαϊκή Ένωση, με αποτέλεσμα να είναι ακατάλληλα για τις ιχθυοτροφές (EC 2006). Οι χημικοί αυτοί επιμολυντές τα τελευταία χρόνια ανιχνεύονται σε υψηλά επίπεδα στα είδη που αλιεύονται στη Βόρεια Ευρώπη, ενώ βρίσκονται σε χαμηλότερα επίπεδα σε πελαγικούς ιχθύς από τη Νότια Αμερική. Τέλος, η προσθήκη πολύ υψηλών επιπέδων ιχθυέλαιων στις ιχθυοτροφές, όπως κοινώς συμβαίνει στις εκτροφές των περισσότερων ειδών, οδηγεί σε αλόγιστη σπατάλη των ω-3 ΠΛΟ, μιας και οι απαιτήσεις των ειδών σε αυτά είναι πολύ χαμηλότερες από τα επίπεδα που τους χορηγούνται. Έτσι οι πλεονάζουσες ποσότητες των ιχθυέλαιων και των

$\omega$ -3 ΠΛΟ που αυτά περιέχουν, χρησιμοποιούνται από τα εκτρεφόμενα είδη περισσότερο ως καύσιμη ύλη για παραγωγή μεταβολικής ενέργειας, για ανάπτυξη και αναπαραγωγή. Θα μπορούσε, λοιπόν, να συμπεριλαμβάνονταν μικρότερες ποσότητες ιχθυέλαιων στις ιχθυοτροφές που θα εξασφάλιζαν την ικανοποίηση των αναγκών του οργανισμού σε  $\omega$ -3 ΠΛΟ και παράλληλα να χρησιμοποιούνταν άλλα έλαια ή λίπη προκειμένου να προσδώσουν την απαιτούμενη μεταβολική ενέργεια.

Διαφαίνεται, λοιπόν, πως ο κλάδος θα πρέπει να μειώσει την εξάρτηση του στα ιχθυέλαια και ιχθυάλευρα και να βρει εναλλακτικές λιπιδικές και πρωτεϊνικές πηγές για την παρασκευή των ιχθυοτροφών. Μίας και η χρησιμοποίηση των λιπών και των άλευρων που προέρχονται από ζωικά υποπροϊόντα έχει απογορευτεί, η έρευνα έχει στραφεί προς τις φυτικές προέλευσης πρώτες ύλες. Ωστόσο, η υποκατάσταση των ιχθυέλαιων και ιχθυάλευρων από φυτικά έλαια και άλευρα παρουσιάζει αρκετά μειονεκτήματα. Τα φυτικά έλαια δεν περιέχουν  $C_{20}$  και  $C_{22}$  λιπαρά οξέα και τα περισσότερα από αυτά είναι πλούσια σε 18:2 $\omega$ -6 αλλά πολύ φτωχά σε 18:3 $\omega$ -3. Φυτικά έλαια που κοινώς χρησιμοποιούνται ως υποκατάστατα του ιχθυέλαιου είναι το λινέλαιο, το έλαιο ελαιοκράμβης, το φοινικέλαιο και το σογιέλαιο μεταξύ άλλων, μιας και αυτά τα έλαια περιέχουν υψηλότερα επίπεδα του 18:3 $\omega$ -3 και χαμηλότερες αναλογίες των 18:2 $\omega$ -6/18:3 $\omega$ -3 συγκριτικά με άλλα φυτικά έλαια. Το χορηγούμενο 18:3 $\omega$ -3 των συγκεκριμένων φυτικών ελαίων μπορεί, κατόπιν, να χρησιμοποιηθεί από τον ιχθύ ως υπόστρωμα για τις ενδογενείς βιομετατροπές, παράγοντας ως ένα βαθμό, τα μακράς αλυσίδας  $\omega$ -3 ΠΛΟ στους ιστούς του.

Όσον αφορά τα φυτικά άλευρα που χρησιμοποιούνται ως υποκατάστατα του ιχθυάλευρου, η καταλληλότητά τους εξετάζεται με κύριο γνώμονα την ανάπτυξη που προσδίδουν στους εκτρεφόμενους ιχθύς σε συνδυασμό με τη διαθεσιμότητα και τη χαμηλή τιμή διάθεσής τους στο εμπόριο. Τέτοια φυτικά άλευρα είναι το σογιάλευρο, το κραμβάλευρο, το φοινικάλευρο, το βαμβακάλευρο, το φυσιικάλευρο, το ηλιάλευρο, το σουσαμάλευρο, το καρυδάλευρο, η γλουτένη αραβοσίτου, η γλουτένη σιταριού κ.ά. Ωστόσο, τα φυτικά άλευρα, συγκριτικά με τα ιχθυάλευρα, περιέχουν χαμηλότερα επίπεδα πρωτεΐνης και ορισμένων απαραίτητων αμινοξέων, αλλά και διάφορες αντιδιατροφικές ουσίες που, αν δεν αδρανοποιηθούν, μέσω της κατάλληλης επεξεργασίας τους, μπορεί να προκαλέσουν μείωση της ανάπτυξης, τοξικότητες και προβλήματα υγείας στους διατρεφόμενους ιχθύς.

Την τελευταία δεκαετία, έχει διενεργηθεί ένας μεγάλος αριθμός ερευνών μελετώντας τη μερική υποκατάσταση ή/και την πλήρη αντικατάσταση των ιχθυέλαιων και ιχθυάλευρων στις ιχθυοτροφές διαφόρων εκτρεφόμενων ειδών, όπως, π.χ., στο σολομό (*S. salar*, Karalazos et al., 2007a· Mundheim et al., 2004), στην ιριδιζουσα πέστροφα (*O. mykiss*, Kaushik and Corraze, 2004· Glencross et al., 2004), στην τσιπούρα (*S. aurata*, Izquierdo et al., 2005· Sitja-Bobadilla et al., 2005), στο λαβράκι (*D. labrax*, Izquierdo et al., 2003· Kaushik et al., 2004), στο γάδο του Ατλαντικού (*G. morhua*, Karalazos et al., 2007b) και στο καλκάνι (*Psetta maxima*, Furnier et al., 2004), μεταξύ άλλων. Πολλά σημαντικά αποτελέσματα εξήχθησαν και από τα δύο ευρωπαϊκά ερευνητικά προγράμματα RAFOA και PEPPA, όπου συμμετείχαν διάφορες ερευνητικές ομάδες, και από τα οποία αποδείχθηκε πως τα σολομοειδή μπορούν να διατραφούν με σιτηρέσια στα οποία το 100% του ιχθυέλαιου έχει αντικατασταθεί από ένα φυτικό έλαιο ή μείξη φυτικών ελαίων, και πως η υποκατάσταση έως και 60% του ιχθυέλαιου στο σιτηρέσιο της τσιπούρας και του λαβρακιού δεν οδηγεί σε μείωση της ανάπτυξης τους. Όσον αφορά το ιχθυάλευρο, η υποκατάστασή του μπορεί να επιτευχθεί έως και 75% από φυτικά άλευρα, χωρίς να επιφέρει μείωση στην ανάπτυξη της πέστροφας και της τσιπούρας, ενώ για το λαβράκι υπάρχουν μελέτες όπου η επιτυχία υποκατάστασης έφτασε έως και 98% (Kaushik et al., 2004). Ο σολομός, από την άλλη, δείχνει να μην είναι τόσο ικανός στο να χρησιμοποιεί αποτελεσματικά τα άλευρα φυτικής προέλευσης για την ανάπτυξη του. Ωστόσο, τα παραπάνω υψηλά ποσοστά υποκατάστασης του ιχθυέλαιου επιτεύχθηκαν με την παράλληλη προσθήκη σημαντικών ποσοτήτων ιχθυάλευρων στα σιτηρέσια, και παρόμοια, η υψηλού ποσοστού υποκατάσταση του ιχθυάλευρου επιτεύχθηκε με παράλληλη χρησιμοποίηση σημαντικών ποσοτήτων ιχθυέλαιων στις δοκιμαζόμενες ιχθυοτροφές. Οπότε, η ταυτόχρονη υποκατάσταση τόσο του ιχθυέλαιου όσο και του ιχθυάλευρου στις ιχθυοτροφές των διαφόρων ειδών εξακολουθεί να αποτελεί ένα μελλοντικό στοίχημα της έρευνας.

Οι υποκαταστάσεις των ιχθυέλαιων και ιχθυάλευρων μπορεί να μην επιφέρουν πάντοτε αρνητικές επιδράσεις στο ρυθμό ανάπτυξης των εκτρεφόμενων ιχθύων, αναπόφευκτα όμως οδηγούν σε μείωση των συγκεντρώσεων των 20:5ω-3 και 22:6ω-3 στο σώμα των ιχθύων. Αυτό οφείλεται στο γεγονός πως τα φυτικά προϊόντα είναι ελλιπή σε 20:5ω-3 και 22:6ω-3, ενώ και στις περιπτώσεις που περιέχουν σημαντικά ποσά του 18:3ω-3, οι εκτρεφόμενοι ιχθύες βιοσυνθέτουν ενδογενώς τα παράγωγά του, δηλαδή τα 20:5ω-3 και

22:6ω-3, σε ποσά που είναι χαμηλότερα από εκείνα που θα υπήρχαν στους ιστούς τους, αν διατρέφονταν με ιχθυέλαια και ιχθυάλευρα. Για παράδειγμα, η υποκατάσταση ιχθυέλαιου με 60% φυτικά έλαια επιφέρει μείωση έως και 50% στις συγκεντρώσεις των δύο παραπάνω λιπαρών οξέων στη σάρκα της τσιπούρας (Izquierdo et al., 2005).

Ένας τρόπος αντιμετώπισης αυτού είναι να χρησιμοποιηθεί, ως επί το πλείστον, φυτικό έλαιο στο σιτηρέσιο κατά τη μεγαλύτερη διάρκεια της εκτροφής και κατόπιν να χορηγηθεί σιτηρέσιο περιέχοντας μόνο ιχθυέλαιο, για ένα μικρό σχετικά χρονικό διάστημα πριν από τη συγκομιδή της ιχθυοπαραγωγής, επαναφέροντας έτσι τις συγκεντρώσεις των ω-3 λιπαρών οξέων στα επίπεδα που θα είχαν οι ιχθύες, αν διατρέφονταν με τέτοια σιτηρέσια καθ' όλη τη διάρκεια της εκτροφής τους. Αυτή η στρατηγική έχει εφαρμοστεί ερευνητικά σε διάφορα εκτρεφόμενα είδη με πολύ υποσχόμενα αποτελέσματα (Izquierdo et al., 2005· Bell et al., 2003).

Όμως δεν είναι μόνο τα ω-3 λιπαρά οξέα των οποίων οι συγκεντρώσεις μειώνονται μέσω των υποκαταστάσεων. Η βιοδιαθεσιμότητα και η πεπτικότητα όλων των θρεπτικών συστατικών μπορεί να επηρεαστεί αρνητικά λόγω κάποιων αντιδιατροφικών ουσιών που περιέχονται στα φυτικά προϊόντα. Έτσι, οι υποκαταστάσεις ελλοχεύουν τον κίνδυνο μείωσης πολύτιμων ιχθυοστοιχείων και βιταμινών που έχουν συνδεθεί με την υψηλή διατροφική αξία των ιχθύων, όπως οι βιταμίνες B<sub>12</sub>, D και E, τα καροτενοειδή, το ιώδιο και το σελήνιο.

### **5.11 Ο ρόλος των ιχθύων και των ω-3 πολυακόρεστων λιπαρών οξέων τους στην υγιεινή διατροφή του ανθρώπου**

Η αποτελεσματικότητα των 20:5ω-3 και 22:6ω-3 στην πρόληψη και καταστολή διαφόρων φλεγμονωδών παθήσεων του ανθρώπου εξακριβώθηκε στις αρχές της δεκαετίας του '70, όταν επιδημιολογικές μελέτες έδειξαν πως οι Εσκιμώοι της Γροιλανδίας και διάφοροι άλλοι παράκτιοι πληθυσμοί εμφάνιζαν χαμηλά ποσοστά ισχαιμικών καρδιοπαθειών συγκριτικά με πληθυσμούς που διέμεναν στην ενδοχώρα (Bang and Dyerberg, 1972). Ο λόγος που αυτό συνέβαινε αποδόθηκε στην υψηλή κατανάλωση ιχθυηρών και των περιεχόμενων ω-3 λιπαρών τους οξέων από τους παράκτιους πληθυσμούς.

Κατά τη διάρκεια της εξέλιξης, το γονιδίωμα του ανθρώπου έχει μεταβληθεί πολύ λίγο από την Παλαιολιθική Εποχή όπου ήταν κυνηγός-συλλέκτης και η τροφή που καταναλώνε εκτιμάται πως περιείχε μία αναλογία ω-3/ω-6 περίπου ίση με 1:1 (Simopoulos, 1999a). Ενώ λοιπόν το ανθρώπινο γονιδίωμα παραμένει σχεδόν αμετάβλητο, η διατροφή του σύγχρονου ανθρώπου, και ειδικά εκείνου που διαβιεί στις ανεπτυγμένες κοινωνίες, έχει αλλάξει κατά πολύ στον 21ο αιώνα σε σχέση με τη διατροφή που πιθανόν αρμόζει στο γονιδίωμα μας.

Τα τελευταία 150 χρόνια, με το ξέσπασμα της βιομηχανικής επανάστασης και της τεχνολογικής εξέλιξης στη γεωργία, έχουν συμβεί τεράστιες αλλαγές στη διατροφή μας, τόσο στις ποσότητες όσο και στις ποιότητες των τροφών που καταναλώνουμε. Στην εποχή μας, ο άνθρωπος των ανεπτυγμένων χωρών προσλαμβάνει αυξημένες ποσότητες λίπους, κορεσμένων και ω-6 λιπαρών οξέων, ενώ η κατανάλωση τροφών πλούσιες σε ω-3 λιπαρά οξέα έχει μειωθεί κατά πολύ. Επίσης, η αυξανόμενη κατανάλωση δημητριακών καρπών όλα αυτά τα χρόνια έχει οδηγήσει σε μια αυξανόμενη πρόσληψη σακχάρων, που με τη σειρά της έχει δημιουργήσει μια τάση προς λιπογένεση στο σύγχρονο άνθρωπο. Η αναλογία πρόσληψης ω-6/ω-3 λιπαρών οξέων μέσω των τροφών αυξήθηκε σταθερά από 1/1, που εκτιμάται πως ήταν ακόμα στις αρχές του 19ου αιώνα, σε περίπου 5/1 έως 25/1 που υπολογίζεται πως είναι στις μέρες μας στις ανεπτυγμένες κοινωνίες (Simopoulos, 1999a). Αυτές οι δραματικές αλλαγές οφείλονται κυρίως στη χρησιμοποίηση φυτικών ελαίων και δημητριακών πλούσιων σε ω-6 λιπαρά οξέα, που κυριάρχησαν στην ολοένα και αυξανόμενη φυτική και ζωική παραγωγή μετά το Δεύτερο Παγκόσμιο Πόλεμο. Δυστυχώς όμως, η κυριαρχία των ω-6 λιπαρών οξέων στην τροφική αλυσίδα του ανθρώπου όχι μόνο δεν συνοδεύτηκε από ανάλογη αύξηση της πρόσληψης των ω-3 αλλά, ειδικά τον 20ο αιώνα, η κατανάλωση τροφών πλούσιων σε ω-3 μειώθηκε σταδιακά (Simopoulos, 1999a). Οι αλλαγές αυτές στη διατροφή μας έχουν συνδεθεί με την αυξανόμενη εμφάνιση, τα τελευταία 50 χρόνια, πολλών παθήσεων και ασθενειών, όπως αυτές του καρδιαγγειακού συστήματος και οι διάφορες μορφές καρκίνου (Zheng et al., 2001). Αν και οι παθήσεις αυτές θεωρούνταν παλαιότερα κοινές στις δυτικές-ανεπτυγμένες κοινωνίες, σιγά σιγά αρχίζουν να αποτελούν συχνό πρόβλημα υγείας και σε πολλά μέρη του αναπτυσσόμενου κόσμου, εξαιτίας της οικονομικής ανάπτυξης, της αστικοποίησης και των αλλαγών του τρόπου ζωής και διατροφής αυτών των κοινωνιών (Bulliyya, 2000).



Στις μέρες μας υπάρχουν αδιάψευστες αποδείξεις από πληθώρα κλινικών και επιδημιολογικών ερευνών πως η πρόσληψη ω-3 πολυακόρεστων λιπαρών οξέων μέσω της κατανάλωσης ιχθύων και ιχθυέλαιων είναι αποτελεσματική στην πρόληψη ή ακόμα και στη θεραπεία πολλών ασθενειών, όπως, για παράδειγμα, παθήσεων του καρδιαγγειακού και του ανοσοποιητικού συστήματος, ρευματοειδής αρθρίτιδα, ψωρίαση, αθηροσκλήρωση, βρογχικό άσθμα, διαβήτη τύπου I και διαφόρων νευρολογικών δυσλειτουργιών, όπως σχιζοφρένεια και ασθένεια του Alzheimer (Simopoulos, 1999b; Connor, 2000).

Οι Marchioli et al. (2002) έδειξαν πως η χορήγηση 20:5ω-3 και 20:6ω-3 σε ασθενείς που είχαν καρδιοπάθεια μείωσε κατά 25% την εμφάνιση της στεφανιαίας νόσου και κατά 45% τις αιφνίδιες θνησιμότητες από αυτήν. Έχει μάλιστα προταθεί, σχετικά πρόσφατα, πως ο κίνδυνος εμφάνισης εμφράγματος του μυοκαρδίου μπορεί να προβλεφθεί βάσει του «Ωμέγα-3 δείκτη», ο οποίος αναφέρεται στις συγκεντρώσεις των 20:5ω-3 και 22:6ω-3 στο αίμα (Harris and von Schacky, 2004). Η προληπτική και κατασταλτική δράση των ω-3 πολυακόρεστων λιπαρών οξέων δεν σταματάει μόνο στις παθήσεις του καρδιαγγειακού συστήματος. Στην περίπτωση της ρευματοειδούς αρθρίτιδας, η χορήγηση των ω-3 λιπαρών οξέων οδήγησε σε μειωμένη δυσκαμψία και πόνο των κλειδώσεων και ακολούθως σε μειωμένη εξάρτηση σε αντιφλεγμονώδη φάρμακα (Calder and Zurier, 2001). Η διαιτητική χορήγηση των ω-3 λιπαρών οξέων επίσης είχε ευεργετικές ιδιότητες κατά της δυσλιπιδαιμίας, του διαβήτη και της παχυσαρκίας (Lombardo and Chicco, 2006). Επίσης, η πρόσληψη των 20:5ω-3 και 22:6ω-3 από ασθενείς με ψωρίαση και άλλες δερματοπάθειες οδήγησε σε εξασθένιση της κνίδωσης και των εξανθημάτων (Ziboh, 1998). Σχετικά με το βρογχικό άσθμα, τα ω-3 λιπαρά οξέα μείωσαν την οξύτητα της πάθησης, ενώ τα ω-6 είχαν τα αντίθετα αποτελέσματα, αν και σχετικά με αυτό υπάρχουν μελέτες με αντιφατικά αποτελέσματα (Hodge et al., 1998). Περαιτέρω, η χορήγηση των 20:5ω-3 και 22:6ω-3 έχει αποδειχθεί πως μειώνει την ανάπτυξη καρκινικών όγκων, αυξάνει την αποτελεσματικότητα των χημειοθεραπειών και μειώνει την εμφάνιση των παρενεργειών τους (Hardman, 2002). Στον πλούσιο αυτό κατάλογο των ευεργετικών δράσεων των ω-3 λιπαρών οξέων θα πρέπει να αναφερθεί και ο ρόλος του 22:6ω-3 στην πρόληψη και θεραπεία διαφόρων νευροψυχιατρικών διαταραχών (Young and Conquer, 2005). Το 22:6ω-3 και το 20:4ω-6 είναι απαραίτητα ζωτικά συστατικά για τη λειτουργία του νευρικού συστή-



ματος, καθώς αυτά τα δύο λιπαρά οξέα αποτελούν περίπου το 30% της ξηρής ουσίας του εγκεφάλου και του αμφιβληστροειδούς χιτώνα του οφθαλμού (Connor et al., 1992). Έχει παρατηρηθεί λοιπόν πως τα επίπεδα του 22:6ω-3, αλλά και του 20:5ω-3, στο αίμα είναι πολύ χαμηλά σε ασθενείς με διάφορες νευρολογικές δυσλειτουργίες, όπως η πάθηση του Alzheimer, η σχιζοφρένεια, η κατάθλιψη αλλά και άλλες παθήσεις, όπως η δυσλεξία και ο αυτισμός (Young and Conquer, 2005).

Ωστόσο, όταν αναφερόμαστε στην πρόσληψη κατάλληλων ποσοτήτων ω-3 λιπαρών οξέων για την υγιεινή διατροφή μας θα πρέπει να συνυπολογίζεται και η πρόσληψη των ω-6 λιπαρών οξέων, καθώς οι δύο αυτές σειρές λιπαρών οξέων ανταγωνίζονται μεταξύ τους στις διάφορες μεταβολικές διεργασίες που συμμετέχουν, όπως είναι η επιμήκυνση της ανθρακικής αλυσίδας και ο αποκορεσμός, η ενσωμάτωσή τους σε φωσφολιπίδια και η παραγωγή εικοσανοειδών ενώσεων από αυτά. Η ανταγωνιστική δράση μεταξύ του 20:5ω-3 και του 20:4ω-6 έχει αποδειχθεί πως συμβαίνει τόσο στους ιχθύς (Tocher, 2003) όσο και στα θηλαστικά (Lands, 2003) και αποτελεί τη βάση της αντιφλεγμονώδους δράσης του 20:5ω-3 και των ιχθυέλαιων. Είναι ζωτικής σημασίας να διατηρούμε χαμηλά τα επίπεδα πρόσληψης των ω-6 λιπαρών οξέων, ειδικά του 20:4ω-6, καθώς υπάρχει υψηλή συσχέτιση αυτών με θνησιμότητες από καρδιοπάθεια (Lands, 2003).

Εφόσον στις μέρες μας η πρόσληψη των ω-6 πολυακόρεστων λιπαρών οξέων είναι υπερβολική και η αναλογία πρόσληψης ω-3/ω-6 μη ισορροπημένη στη διατροφή μας, συνιστάται να αυξήσουμε την πρόσληψη των ω-3 πολυακόρεστων λιπαρών οξέων, και ιδιαίτερα των 20:5ω-3 και 22:6ω-3, και να μειώσουμε την πρόσληψη των ω-6. Οι ιχθύες και τα θαλάσσια θηλαστικά αποτελούν τις πλουσιότερες πηγές των ω-3 λιπαρών οξέων στη φύση και η κατανάλωση ιχθύων και των ελαίων τους έχει αποδειχθεί πως έχει ευεργετικές ιδιότητες σε διάφορες παθήσεις και δυσλειτουργίες της ανθρώπινης υγείας. Καθώς οι υδατοεκτροφές γίνονται προοδευτικά ο κύριος προμηθευτής ιχθυαποθεμάτων, ο κλάδος θα πρέπει να διασφαλίσει ότι οι παραγόμενοι ιχθύες θα συνεχίσουν να παρέχουν αυτά τα απαραίτητα θρεπτικά συστατικά στον άνθρωπο-καταναλωτή.

Το ερώτημα που τίθεται είναι, πόσα ψάρια και τι επίπεδα των ω-3 λιπαρών οξέων απαιτείται να καταναλώνουμε για να επωφεληθούμε των ευεργετικών τους ιδιοτήτων για την υγεία μας; Διάφοροι οργανισμοί υγείας και διατροφής σε πολλές χώρες έχουν κατά καιρούς προτείνει συνιστώμενες ποσό-

τητες των ω-3 που πρέπει να καταναλώνουμε. Για παράδειγμα, από κοινού η Επιστημονική Επιτροπή Συμβούλων Διατροφής (SACN) και η Επιτροπή Τοξικότητας (COT) στη Μεγάλη Βρετανία συνιστούν πως θα πρέπει να καταναλώνουμε 450 mg ω-3 λιπαρά οξέα ανά ημέρα, με τη μορφή των 20:5ω-3 και 22:6ω-3 (SACN/COT 2004). Ο Παγκόσμιος Οργανισμός Υγείας (WHO) και ο Παγκόσμιος Οργανισμός Τροφίμων και Γεωργίας (FAO) από κοινού συνιστούν ακόμα υψηλότερα επίπεδα, από 400 έως 1000 mg ανά ημέρα (Joint WHO/FAO Expert Consultation 2003).

Αναφορικά με το πόσα ψάρια θα πρέπει να καταναλώνουμε για να λαμβάνουμε τις παραπάνω συνιστώμενες ποσότητες των ω-3, έχει να κάνει πρώτα από όλα με το είδος των ψαριών που καταναλώνουμε, με το αν αυτό είναι άγριο ή εκτρεφόμενο και στη δεύτερη περίπτωση, με το τι επίπεδα ω-3 περιέχει στην εδώδιμη σάρκα του, το οποίο, με τη σειρά του, εξαρτάται με το τι έλαια και άλευρα διατράφηκε κατά τη διάρκεια της εκτροφής του. Πρόσφατα, οι Bell and Waagbo (2008) συγκέντρωσαν και ανέλυσαν πολλά από τα διαθέσιμα στοιχεία μελετών που έχουν γίνει σχετικά με τις υποκαταστάσεις/ αντικαταστάσεις ιχθυέλαιων με φυτικά έλαια σε διάφορα είδη εκτρεφόμενων ιχθύων και τα επίπεδα των ω-3 που περιέχονται σε αυτά. Οι συγγραφείς εκτίμησαν πως η κατανάλωση περίπου 200 gr/εβδομάδα εκτρεφόμενου σολομού του Ατλαντικού, ο οποίος έχει διατραφεί με ιχθυέλαια, δίνουν τις συνιστώμενες ποσότητες των ω-3 λιπαρών οξέων. Ωστόσο, αν ο εκτρεφόμενος σολομός έχει διατραφεί με φυτικά έλαια τότε συνιστάται να καταναλώνουμε περίπου 750 gr/εβδομάδα. Συγκριτικά, θα πρέπει να καταναλώσουμε περίπου 340 gr εκτρεφόμενης πέστροφας/εβδομάδα, η οποία διατράφηκε με ιχθυέλαια και περίπου 650 gr, αν διατράφηκε με φυτικά έλαια. Σχετικά με την εκτρεφόμενη τσιπούρα, η οποία έχει συγκριτικά χαμηλότερα επίπεδα ολικών λιπιδίων και ω-3 στην εδώδιμη σάρκα της, συνιστάται να καταναλώνουμε περίπου 580 gr/εβδομάδα, αν διατράφηκε με ιχθυέλαια, και περίπου 2,3 Kg/εβδομάδα, αν διατράφηκε με φυτικά έλαια. Παρόμοια, συνιστάται να καταναλώνουμε περίπου 690 gr εκτρεφόμενου λαβρακιού/εβδομάδα, αν διατράφηκε με ιχθυέλαια.

Στην εποχή μας, υπολογίζεται ότι περίπου ένα δισεκατομμύριο ανθρώπων συμπεριλαμβάνουν, έστω και σε αραιή συχνότητα, τους ιχθύς στο διαιτολόγιό τους (FAO, 2007). Ωστόσο, η καταναλωτική ζήτηση για ιχθύς ολοένα αυξάνει παράλληλα με την αύξηση του ίδιου του ανθρώπινου πληθυσμού. Επί του παρόντος, εκτιμάται ότι καταναλώνονται παγκοσμίως περίπου 100 εκ.

τόνοι ιχθυηρών, ποσότητα που είναι διπλάσια από την αντίστοιχη της δεκαετίας του '50, και αναμένεται ότι η αύξηση στην κατανάλωση θα συνεχιστεί με σταθερούς ρυθμούς στις επόμενες δεκαετίες. Για αιώνες, η καταναλωτική ανάγκη του ανθρώπου για ιχθυηρά ικανοποιούνταν από την αλιεία των ωκεανών, των λιμνών και των ποταμών. Σχετικά πρόσφατα, ωστόσο, διαφάνηκε πως η παραγωγικότητα των υδάτινων οικοσυστημάτων είναι περιορισμένη και γίνεται ολοένα και φανερό πως η αλιεία έχει φτάσει στα μέγιστα όριά της. Καθώς ο κλάδος βιομηχανοποιείται και εξελίσσεται τεχνολογικά, προκαλεί μείωση των ιχθυαποθεμάτων στα κύρια αλιευτικά πεδία του πλανήτη και πολλά από τα πιο εμπορικά είδη πλέον βρίσκονται σε μείωση ή η αλίευσή τους έχει καταστεί πλέον αντιοικονομική. Πέραν της υπεραλίευσης, στη δραματική μείωση των ιχθυαποθεμάτων έχει επίσης συντελέσει και η υποβάθμιση των υδάτινων οικοσυστημάτων από τις διάφορες ανθρωπογενείς επιδράσεις.

Ο ρόλος των υδατοεκτροφών είναι εξίσου σημαντικός για την προμήθεια της παγκόσμιας αγοράς με ιχθύες και ιχθυηρά. Ο κλάδος αυξήθηκε ραγδαία τις τελευταίες δεκαετίες για να ικανοποιήσει ακριβώς αυτές τις ανάγκες της ανθρωπότητας σε ζωική πρωτεΐνη υδάτινης προελεύσεως. Εξακολουθεί, εξάλλου, να είναι ο ταχύτερα αναπτυσσόμενος κλάδος τροφίμων με τον Παγκόσμιο Οργανισμό Τροφίμων και Γεωργίας να προβλέπει ότι το 2030 η παραγωγή από τις υδατοεκτροφές θα είναι ίση με την αλιευτική παραγωγή. Οι εκτρεφόμενοι ιχθύες αποτελούν, εξίσου με τους άγριους πληθυσμούς, σημαντικές πηγές των πολύτιμων ω-3 λιπαρών οξέων. Ωστόσο, μελέτες που έχουν γίνει σε διάφορα εκτρεφόμενα είδη έχουν δείξει πως η συγκέντρωσή τους σε ω-3 είναι χαμηλότερη αυτής που διαθέτουν τα ίδια είδη στο ανοιχτό θαλάσσιο περιβάλλον. Είναι πλέον επιτακτική η ανάγκη λήψης μέτρων για την αντιμετώπιση της υπεραλίευσης και καταστροφής του υδάτινου περιβάλλοντος, αλλά και για την αειφορική διαχείριση των ιχθυαποθεμάτων, ώστε αυτά να εξακολουθήσουν να προμηθεύουν στον άνθρωπο τα ευεργετικά για την υγιεινή διατροφή του ω-3 λιπαρά οξέα. Δοθείσης της στασιμότητας ή ακόμα και της μείωσης της παγκόσμιας αλιευτικής παραγωγής, ο κλάδος των υδατοεκτροφών έχει να διαδραματίσει έναν πολύ σημαντικό ρόλο τα επόμενα χρόνια, διασφαλίζοντας τις απαιτούμενες ποσότητες ιχθυαποθεμάτων στην ολοένα και αυξανόμενη ζήτηση. Για να εκπληρώσει αυτόν το ρόλο ως κλάδος τροφίμων, θα πρέπει οι στρατηγικές και οι πρακτικές που υιοθετεί να διασφαλίζουν πως η υδατοκαλλιέργη-

τική παραγωγή δεν ευθύνεται για την υπεραλίευση των ειδών ιχθύων που προορίζονται για ιχθυάλευρα και ιχθυέλαια. Αυτές οι πρακτικές, ωστόσο, θα πρέπει παράλληλα να διασφαλίζουν πως οι εκτρεφόμενοι ιχθύες διατηρούν την υψηλή διατροφική τους αξία, περιέχοντας υψηλές συγκεντρώσεις των ευεργετικών για την υγεία ω-3 πολυακόρεστων λιπαρών οξέων, τόσο για την ευζωία των ίδιων των ιχθύων, όσο και για την υγιεινή διατροφή του ανθρώπου ως καταναλωτή.

## ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Ackman, R. G. (1982). Fatty acid composition of fish oil. Στο: S. M. Barlow and M. E. Stansby [eds], *Nutritional Evaluation of Long Chain Fatty Acids in Fish Oil*. Academic Press, London, England.
- Ackman, R. G. (1989). Nutritional composition on fats in seafood. *Progress in Food and Nutrition Science*, 13: 161-241.
- Ackman, R. G. (2000). Fatty acids in fish and shellfish. Στο: C. K. Chow (ed), *Fatty Acids in Foods and Their Health Implications*. 2<sup>nd</sup> Edition. Marcel Dekker AG, Basel, σσ. 153-174.
- Ahlgren, G., Gustafsson, I. B. and Boberg, M. (1992). Fatty acid content and chemical composition of freshwater microalgae. *Journal of Phycology*, 28: 37-50.
- Ahlgren, G., Blomqvist, P., Boberg, M. and Gustafsson, I. B. (1994). Fatty acid content of the dorsal muscle - an indicator of fat quality in freshwater fish. *Journal of Fish Biology*, 45: 131-157.
- Aki, T., Nagahata, Y., Ishihara, K., Tanaka, Y., Morinaga, T., Higashiyama, K., Akimoto, K., Fujikawa, S., Kawamoto, S., Shigeta, S., Kazuhisa, O. and Suzuki, O. (2001). Production of arachidonic acid by filamentous fungus, *Mortierella alliacea* strain YN-15. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, 78: 599-604.
- Almansa, E., Pérez, M. J., Cejas, J. R., Badía, P., Villamandos, J. E. and Lorenzo, A. (1999). Influence of broodstock gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) dietary fatty acids on egg quality and egg fatty acid composition throughout the spawning season. *Aquaculture*, 170: 323-336.

- Bandarra, N. M., Batista, I., Nunes, M. L., Empis, J. M. and Christie, W. W. (1997). Seasonal changes in lipid composition of sardine (*Sardina pilchardus*). *Journal of Food Science*, 62: 40-42.
- Bang, H. O. and Dyerberg, J. (1972). Plasma lipids and lipoproteins in Greenlandic west coast Eskimos. *Acta Medical Scandinavia*, 192: 85-94.
- Bautista, M. N. and de la Cruz, M. C. (1988). Linoleic (w6) and linolenic (w3) acids in the diet of fingerling milkfish (*Chanos chanos* Forsskal). *Aquaculture*, 71: 347-358.
- Bell, J. G and Sargent, J. R. (2003). Arachidonic acid in aquaculture feeds: current status and future opportunities. *Aquaculture*, 218: 491-499.
- Bell, J. G., Farndale, B. M., Bruce, M. P., Navas, J. M. and Carillo, M. (1997). Effects of broodstock dietary lipid on fatty acid compositions of eggs from sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Aquaculture*, 149: 107-119.
- Bell, J. G., McEvoy, J., Tocher, D. R., McGhee, F., Campbell, P. J. and Sargent, J. R. (2001). Replacement of fish oil with rapeseed oil in diets of Atlantic salmon (*Salmo salar*) affects tissue lipid compositions and hepatocyte fatty acid metabolism. *Journal of Nutrition*, 131: 1535-1543.
- Bell, J. G. and Waagbo, R. (2008). Safe and nutritious aquaculture produce: Benefits and risks of alternative sustainable aquafeeds. Στο: M. Holmer, K. Black, C. M. Duarte, N. Marba, I. Karakassis [eds]. *Aquaculture in the ecosystem*. Springer Science and Business Media B. Y., σσ. 185-224.
- Bell, J. G., Tocher, D. R., Henderson, R. J., McGhee, F., Dick, J. R. and Crampton, V.O. (2003). Altered fatty acid compositions in Atlantic salmon (*Salmo salar*) fed diets containing linseed and rapeseed oils can be partially restored by a subsequent fish oil finishing diet. *Journal of Nutrition*, 133: 2793-2801.
- Bell, M. V., Henderson, R. J. and Sargent, J. R. (1986). The role of polyunsaturated fatty acids in fish. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 83B: 711-719.
- Bell, M. V., Batty, R. S., Dick, J. R., Fretwell, K., Navarro, J. C. and Sargent, J. R. (1995). Dietary deficiency of docosahexaenoic acid impairs vision at low light intensities in juvenile herring (*Clupea harengus* L.). *Lipids*, 30: 443-449.
- Bergstrom, E. (1989). Effect of natural and artificial diets on seasonal changes in fatty acid composition and total body lipid content of wild and hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr-smolt. *Aquaculture*, 82: 205-217.

- Bessonart, M., Izquierdo, M. S., Salhi, M., Hernández-Cruz, C. M. and Fernández-Palacios, H. (1999). Effect of dietary arachidonic acid levels on growth and survival of gilthead seabream (*Sparus aurata*) larvae. *Aquaculture*, 179: 265-276.
- Bogut, I., Bukvic, Z., Steiner, Z., Milakovic, Z. and Stevic, I. (1998). Influence of linolenic fatty acid additive on European sheatfish (*Siluris glanis*) growth bred in cages. *Czech Journal of Animal Science*, 43: 133-137.
- Brinkmeyer, R. L. and Holt, G. H. (1998). Highly unsaturated fatty acids in diets for red rum (*Sciaenops ocellatus*) larvae. *Aquaculture*, 161: 253-268.
- Bruce, M. P., Oyen, F., Bell, J. G., Farndale, B. M., Asturiano, J. F., Bromage, N. R., Carrillo, M., Zanuy, S. and Ramos, J. (1999). Development of broodstock diets for the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) with special emphasis on the importance of  $n-3$  and  $n-6$  HUFA to reproductive performance. *Aquaculture*, 177: 85-98.
- Bulliyya, G. (2000). Key role of dietary fats in coronary heart disease under progressive urbanization and nutritional transition. *Asia Pacific Journal of Clinical Nutrition*, 9: 289-297.
- Calder, P. C. and Zurier, R. B. (2001). Polyunsaturated fatty acids and rheumatoid arthritis. Current opinion in clinical nutrition and metabolic care, 4: 115-121.
- Castell, J. D. (1979). Review of lipid requirements of finfish. Στο: J. E. Halver & K. Tiwes [eds], τεύχ. 1. *Proceedings of the World Symposium on Finfish Nutrition and Fishfeed Technology*. Germany, Hamburg, 20-23 June 1978, Berlin, Heenemann, σσ. 59-84.
- Castell, J. D. and Covey, J. F. (1976). Dietary lipid requirements of adult lobsters, *Homarus americanus*. *Journal of Nutrition*, 106: 1159-1165.
- Castell, J. D., Bell, J. G., Tocher, D. R. and Sargent, J. R. (1994). Effects of purified diets containing different combinations of arachidonic and docosahexaenoic acid on survival, growth and fatty acid composition of juvenile turbot (*Scophthalmus maximus*). *Aquaculture*, 128: 315-333.
- Castell, J. D., Sinnhuber, R. O., Wales, J. H. and Lee, D. J. (1972). Essential fatty acids in the diet of rainbow trout (*Salmo gairdneri*): Growth, feed conversion and some gross deficiency symptoms. *Journal of Nutrition*, 102: 77-85.
- Cavalli, R. O., Lavens, P. and Sorgeloos, P. (1999). Performance of *Macrobraichium rosenbergii* broodstock fed diets with different fatty acid composition. *Aquaculture*, 179: 387-402.



- Chandge, M. S. and Paulraj R. (1998). Requirements of linoleic and linolenic acid in the diet of Indian white prawn *Penaeus indicus* (H Milne Edwards). *Indian Journal of Marine Sciences*, 27: 402-406.
- Chapelle, S. (1977). Lipid composition of tissues of marine crustaceans. *Biochemical Systematics and Ecology*, 5: 241-248.
- Chou, B. S. and Shiau, S. Y. (1999). Both n-6 and n-3 fatty acids are required for maximal growth of juvenile hybrid tilapia. *North American Journal of Aquaculture*, 61: 13-20.
- Christie, W. W. (2003). *Lipid Analysis: Isolation, Separation, Identification and Structural Analysis of Lipids*. Third edition, The Oily Press, Bridgewater, England.
- Conklin, D. E., D'Abramo, L. R., Bordner, C. E. and Baum, N. A. (1980). A successful purified diet for the culture of juvenile lobster: The effect of lecithin. *Aquaculture*, 21: 243-249.
- Connor, W. E., Neuringer, M., Reisbick, S. (1992). Essential fatty acids: The importance of n-3 fatty acids in the retina and brain. *Nutrition Reviews*, 50: 21-29.
- Connor, W. E. (2000). Importance of n-3 fatty acids in health and disease. *American Journal of Clinical Nutrition*, 71: 171S-175S.
- Cook, H. W. (1996). Fatty acid desaturation and chain elongation in eukaryotes. Στο: D. E. Vance and J. E. Vance [eds]. *Biochemistry of Lipids, Lipoproteins and Membranes*. Elsevier Science B. V., σσ. 129-152.
- Corraze, J. (2001). Lipid nutrition. Στο: J. Guillaume, S. Kaushik, P. Bergot and R. Metailler [eds]. *Nutrition and feeding of fish and crustaceans*. Praxis Publishing, Chichester, UK, σσ.111-130.
- Coutteau P., Van Stappen, G., and Sorgeloos, P. (1996). A standard experimental diet for the study of fatty acid requirements of weaning and first on-growing stages of the European sea bass *Dicentrarchus labrax* L.: comparison of extruded and extruded/coated diets. *Archives of Animal Nutrition*, 49: 49-59.
- Cowey, C. B. and Sargent, J. R. (1979). Nutrition. Στο: W. S. Hoar, D. J. Randall and J. R. Brett [eds], Vol. VIII. *Fish Physiology, Bioenergetics and Growth*. Academic Press, New York, σσ. 1-69.
- De Silva, S. S., Gunasekera, R. M. & Austin, C. M. (1997). Changes in the fatty acid profiles of hybrid red tilapia, *Oreochromis mossambicus* X *O. niloticus*, subjected to short-term starvation, and a comparison with changes in seawater raised fish. *Aquaculture*, 153: 273-290.



- Estevez, A., Ishikawa M. and Kanazawa, A. (1997). Effects of arachidonic acid on pigmentation and fatty acid composition of Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*). *Aquaculture Research*, 28: 279-289.
- Estevez, A., McEvoy, L. A., Bell, J. G. and Sargent, J. R. (1999). Growth, survival, lipid composition and pigmentation of turbot (*Scophthalmus maximus*) larvae fed live-prey enriched in arachidonic and eicosapentaenoic acids. *Aquaculture*, 180: 321-343.
- European Commission (2006). European Commission Directive 2006/13/EC amending annexes I and II to Directive 2002/32/EC of the European Parliament and of the Council on undesirable substances in animal feed as regards dioxins and dioxin-like PCBs.
- Evans, R. P., Parrish, C. C., Brown, J. A., and Davis, P. J. (1996). Biochemical composition of eggs from repeat and first-time spawning captive Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Aquaculture*, 139: 139-149.
- Exler, J. and Weihrauch, J. L. (1976). Comprehensive evaluation of fatty acids in foods. VIII. Finfish. *Journal of the American Dietetic Association*, 69: 243-248.
- Falch, E., Rustad, T., Jonsdottir, R. Shaw, N. B., Dumay, J., Berge, J. P., Arason, S., Kerry, J. P., Sandbakk, M. and Aursand, M. (2006). Geographical and seasonal differences in lipid composition and relative weight of by-products from Gadidae species. *Journal of Food Composition and Analysis*, 19: 727-736.
- FAO (Food and Agriculture Organisation of the United Nations) (2007). The State of World Fisheries and Aquaculture, 2002 (SOFIA). Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, 2007, σ. 162.
- Farkas, T. (1984). Adaptation of fatty acid composition to temperature – a study on carp (*Cyprinus carpio* L.) liver slices. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 79B: 531-535.
- Fournier, V., Huelvan, C. and Debruyeres, E. (2004). Incorporation of a mixture of plant feedstuffs as a substitute for fish meal in diets of juvenile turbot (*Psetta maxima*). *Aquaculture*, 236: 451-465.
- Froyland, L., Lie, O. and Berge, R. K. (2000). Mitochondrial and peroxisomal beta-oxidation capacities in various tissues from Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Aquaculture Nutrition*, 6: 85-89.
- Gatesoupe, F. J., Leger, C., Boudon, M., Metailler, R. and Luquet, P. (1977). Lipid feeding of turbot (*Scophthalmus maximus* L.): 2. Influence on

- growth of supplementation with methyl esters of linolenic acid and fatty acids of the w 9 series. *Annals of Hydrobiology*, 8: 247-254.
- Glencross, B. D. and Smith, D. M. (1999). The linoleic and linolenic acids requirements of the prawn, *Penaeus monodon*. *Aquaculture Nutrition*, 5: 53-64.
- Glencross, B. D. & Smith, D. M. (2001). Optimising the dietary levels of eicosapentaenoic and docosahexaenoic essential fatty acids for the prawn, *Penaeus monodon*. *Aquaculture Nutrition*, 7: 101-112.
- Glencross, B. D., Carter, C. G., Duijster, N., Evans, D. R., Dods, K., McCafferty, P., Hawkins, W. E., Maas, R. and Sipsas, S. (2004). A comparison of the digestibility of a range of lupin and soybean protein products when fed to either Atlantic salmon (*Salmo salar*) or rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, 237: 333-346.
- González-Félix, M. L. and Perez-Velazquez, M. (2002). Current status of lipid nutrition of Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*. Στο: L. E., Cruz-Suárez, D. Ricque-Marie, M. Tapia-Salazar, M. G. Gaxiola-Cortés, N. Simoes, [eds]. Avances en Nutrición Acuícola VI. Memorias del VI Simposium Internacional de Nutrición Acuícola. 3 al 6 de Septiembre del 2002. Cancún, Quintana Roo, México.
- Grigorakis, K., Alexis, M. N., Taylor, K.D.A. and Hole, M. (2002). Comparison of wild and cultured gilthead sea bream (*Sparus aurata*); composition, appearance and seasonal variations. *International Journal of Food Science and Technology*, 37: 477-484.
- Gurr, M. I. and Harwood, J. L. (1991). Lipid biochemistry, an introduction. 4<sup>th</sup> edition, Chapman and Hall, London.
- Gurr, M. I. and James, A. T. (1975). Lipid Biochemistry, an introduction. 2<sup>nd</sup> Edition. Science Paperbacks.
- Haliloglou, H. I., Bayir, A., Sirkecioglu, A. N., Aras, N.M., and Atamanalp, M. (2004). Comparison of fatty acid composition in some tissues of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) living in seawater and freshwater. *Food Chemistry*, 86: 55-59.
- Hardman, W. E. (2002). Omega-3 fatty acids to augment cancer therapy. *Journal of Nutrition*, 132: 3508S-3512S.
- Harris, W. S. and von Schacky, M. D. (2004). The Omega-3 index: a new risk factor for death from coronary heart disease? *Preventive Medicine*, 39: 212-220.

- Hearn, T. L., Sgoutas, S. A., Hearn, J. A. & Sgoutas D. S. (1987). Polyunsaturated fatty acids and fat in fish flesh for selecting species for health benefits. *Journal of Food Science*, 52: 1209-1210.
- Hemre, G. I. and Sandnes, K. (1999). Effect of dietary lipid level on muscle composition in Atlantic salmon *Salmo salar*. *Aquaculture Nutrition*, 5: 9-16.
- Henderson, R. J. (1995). The desaturation and elongation of <sup>14</sup>C-labelled polyunsaturated fatty acids by pike (*Esox lucius* L.) *in vivo*. *Fish Physiology and Biochemistry*, 14: 223-235.
- Henderson, R. J. (1996). Fatty acid metabolism in freshwater fish with particular reference to polyunsaturated fatty acids. *Archives of Animal Nutrition*, 49: 5-22.
- Henderson, R. J. and Tocher, D. R. (1987). The lipid composition and biochemistry of freshwater fish. *Progress in Lipid Research*, 26: 281-347.
- Henderson, R. J., Tillmanns, M. M. and Sargent, J. R. (1996). The lipid composition of two species of serrasalmid fish in relation to dietary polyunsaturated fatty acids. *Journal of Fish Biology*, 48: 522-538.
- Hodge, L., Salome, C., Hughes, J. M., Liu-Brennan, D., Rimmer, R., Allman, M., Pang, D., Armour, C. and Woolcock, A. J. (1998). Effect of dietary intake of omega-3 and omega-6 fatty acids on severity of asthma in children. *The European Respiratory Journal*, 11: 361-365.
- Ibeas, C., Cejas, J. R., Fores, R., Badia, P., Gomez, T. and Lorenzo-Hernandez, A. (1997). Influence of eicosapentaenoic to docosahexaenoic acid ratio (EPA/DHA) of dietary lipids on growth and fatty acid composition of gilthead seabream (*Sparus aurata*) juveniles. *Aquaculture*, 150: 91-102.
- Ibeas, C., Izquierdo, M.S. and Lorenzo, A. (1994). Effect of different levels of *n*-3 highly unsaturated fatty acids on growth and fatty acid composition of juvenile gilthead seabream (*Sparus aurata*). *Aquaculture*, 127: 177-188
- Innis, S. M. (1991). Essential fatty acids in growth and development. *Progress in Lipid Research*, 30: 39-103.
- Ishizaki, Y., Takeuchi, T., Watanabe, T., Arimoto, M., Shimizu, K. A. (1998). Preliminary experiment of the effect of *Artemia* enriched with arachidonic acid on survival and growth of yellowtail. *Fisheries Science*, 64: 295-299.
- Isik, O., Sarihan, E., Kusvuran, E., Gul, O. and Erbatur, O. (1999). Comparison of the fatty acid composition of the freshwater fish larvae *Tilapia zillii*, the rotifer *Brachionus calyciflorus*, and the microalgae *Scenedesmus*

- abundans*, *Monoraphidium minutum* and *Chlorella vulgaris* in the algae–rotifer–fish larvae food chains. *Aquaculture*, 174: 299-311.
- Izquierdo M. S., Obach, A., Arantzamendi, L., Montero, D., Robaina, L., Rosenlund, G. (2003). Dietary lipid sources for sea bream and sea bass: growth performance, tissue composition and flesh quality. *Aquaculture Nutrition*, 9: 397-407.
- Izquierdo M. S., Montero, D., Robaina, L., Caballero, M.J., Rosenlund, G., Gines, R. (2005). Alterations in fillet fatty acid profile and flesh quality in gilthead sea bream (*Sparus aurata*) fed vegetable oils for a long term period. Recovery of fatty acid profiles by fish oil feeding. *Aquaculture*, 250: 431-444.
- Jackson, A. (2009). The continuing demand for sustainable fishmeal and fish oil in aquaculture diets. *Internationa Aquafeed*, September-October: 32-36.
- Joint WHO/FAO Expert Consultation (2003). Diet, nutrition, and the prevention of chronic diseases. World Health Organization Technical Report Series, 916: 89-90.
- Kalogeropoulos, N., Alexis, M. N. and Henderson, R. J. (1992). Effects of dietary soybean and cod-liver oil levels on growth and body composition of gilthead bream (*Sparus aurata*). *Aquaculture*, 104: 293-308
- Kanazawa, A., Teshima, S. and Ono, I. (1979a). Relationship between essential fatty acid requirements of aquatic animals and the capacity for bioconversion of linolenic to highly unsaturated fatty acids. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 63B: 295-298.
- Kanazawa, A., Teshima, S., Ono, I., and Chalayondeja, K. (1979b). Biosynthesis of fatty acids from acetate in prawns, *Penaeus monodon* and *Penaeus merguensis*. *Memoirs of the Faculty of Fisheries Kagoshima University*, 28: 21-26.
- Kanazawa, A., Teshima, S. and Sakamoto, M. (1982). Requirements of essential fatty acids for the larval ayu. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 48: 587-590.
- Kanazawa, A., Teshima, S. I., Sakamoto, M. & Awal, M. A. (1980). Requirements of *Tilapia zillii* for essential fatty acids. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 46: 1353-1356.
- Karalazos, V., Bendiksen, E. A., Dick, J. R. and Bell, J. G. (2007a). Effects of dietary protein and fat level and rapeseed oil on growth and tissue fatty acid composition and metabolism in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) reared at low water temperatures. *Aquaculture Nutrition*, 13: 256-265.

- Karalazos, V., Treasurer, J., Cutts, C. J., Alderson, R., Galloway, T. F., Albrektzen, S., Arnason, J., MacDonald, N., Pike, I. and Bell, J. G. (2007b). Effects of fishmeal replacement with full fat soya meal on growth and tissue fatty acid composition in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 55: 5788-5795.
- Karapanagiotidis I. T., Bell, M. V. Little, D. C., Yakupitiyage, A., Rakshit, S. K. (2006). Polyunsaturated fatty acid content of wild and farmed tilapias in Thailand: Effect of aquaculture practices and implications for human nutrition. *Journal of Agriculture and Food Chemistry*, 54: 4304-4310.
- Karapanagiotidis I. T., Bell, M. V. Little, D. C., Yakupitiyage, A. (2007). Replacement of dietary fish oils by alpha-linolenic acid-rich oils lowers omega 3 content in tilapia flesh. *Lipids*, 42: 547-559.
- Karapanagiotidis, I. T. (2004). The polyunsaturated fatty acid content of wild and farmed tilapias in Thailand – Aquaculture practices and implications for human nutrition. Ph.D. Thesis, Institute of Aquaculture, University of Stirling, Scotland (U.K.), σ. 339.
- Kaushik, S. J. and Corraze, G. (2004). Substitution des huiles de poisson dans les aliments pour poissons. *AquaFilia*, 2: 5-9.
- Kaushik, S. J., Coves, D., Dutto, G. and Blanc, D. (2004). Almost total replacement of fish meal by plant protein sources in the diet of a marine teleost, the European sea bass, *Dicentrarchus labrax*. *Aquaculture*, 230: 391-404.
- Kenyon, C. N. (1972). Fatty acid composition of unicellular strains of blue-green algae. *Journal of Bacteriology*, 109: 827-834.
- Kiessling, K.-H. and Kiessling, A. (1993). Selective utilization of fatty acids in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum) red muscle mitochondria. *Canadian Journal of Zoology*, 71: 248-251.
- Kim, K. D. and Lee, S. M. (2004). Requirement of dietary n-3 highly unsaturated fatty acids for juvenile flounder (*Paralichthys olivaceus*). *Aquaculture*, 229: 315-329.
- Kobayashi, T., Takeuchi, T., Arai, D. and Sekiya, S. (2000). Suitable dietary levels of EPA and DHA for larval mud crab during *Artemia* feeding period. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 66: 1006-1013.
- Koven, W. M., Henderson, R. J. and Sargent, J. R. (1994). Lipid digestion in turbot (*Scophthalmus maximus*). 1: Lipid class and fatty acid composition

- of digesta from different segments of the digestive tract. *Fish Physiology and Biochemistry*, 13: 69-79.
- Lands, W.E.M. (2003). Diets could prevent many diseases. *Lipids*, 38: 317-321.
- Lochmann, R. T. and Gatlin, D. M. (1993). Essential fatty acid requirement of juvenile red drum (*Sciaenops ocellatus*). *Fish Physiology and Biochemistry*, 12: 221-235.
- Lombardo, Y. B. and Chicco, A. G. (2006). Effects of dietary polyunsaturated n-3 fatty acids on dyslipidemia and insulin resistance in rodents and humans. A review. *The Journal of Nutritional Biochemistry*, 17: 1-13.
- Luzzana, U., Serrini, G., Moretti, V. M., Giancesini, C., Valfre, F. (1994). Effect of expanded feed with high fish oil content on growth and fatty acid composition of rainbow trout. *Aquaculture International*, 2: 239-248.
- Marchioli, R., Barzi, F., Bomba, E., Chieffo, C., Di Gregorio D.D.M.R., Franzosi, M.G. (2002). Early protection against sudden death by n-3 polyunsaturated fatty acids after myocardial infarction: time course analysis of the results of the Gruppo Italiano per lo Studio della Sopravvivenza nell'Infarto Miocardico (GSSI)-Prevenzione. *Circulation*, 105: 1897-1903.
- Mourente, G. and Tocher, D. R. (1993a). Incorporation and metabolism of <sup>14</sup>C-labelled polyunsaturated fatty acids in wild caught juveniles of golden grey mullet, *Liza aurata*, in vivo. *Fish Physiology and Biochemistry*, 12: 119-130.
- Mourente, G. and Tocher, D. R. (1993b). Incorporation and metabolism of <sup>14</sup>C-labelled polyunsaturated fatty acids in juvenile gilthead sea bream *Sparus aurata* L. in vivo. *Fish Physiology and Biochemistry*, 10: 443-453.
- Mundheim, H., Aksnes, A. and Hope, B. (2004). Growth, feed efficiency and digestibility in salmon (*Salmo salar* L.) fed different dietary proportions of vegetable protein sources in combination with two fish meal qualities. *Aquaculture*, 237: 315-331.
- Nanton, D. A., Lall, S. P., Ross, N. W. and McNiven, M. A. (2003). Effect of dietary lipid level on fatty acid oxidation and lipid composition in various tissues of haddock (*Melanogrammus aeglefinus* L.). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 135B: 95-108.
- Navarro, J. C., Henderson, R. J., McEvoy, L. A., Bell, M. V. and Amat, F. (1999). Lipid conversions during enrichment of *Artemia*. *Aquaculture*, 174: 155-166.
- Navarro, J. C., McEvoy, L. A., Bell, M. V., Amat, F., Hontoria, F. and Sargent, J. R. (1997). Effect of different dietary levels of docosahexaenoic acid (DHA,



- 22:6w-3) on the DHA composition of lipid classes in sea bass larvae eyes. *Aquaculture International*, 5: 509-516.
- Nghia, T. T., Wille, M., Sorgeloos, P. (2001). Influence of the content and ratio of essential HUFA's in the live food on larviculture success of the mud crab (*Scylla paramamosain*) in the Mekong Delta (Vietnam). Στο: C.I. Hendry, G. Van Stappen, M. Wille, P. Sorgeloos [eds]. Larvi'01. Fish and Shellfish Larviculture Symposium, European Aquaculture Society, Special Publication No. 30, Oostende, Belgium, σσ. 430-433.
- Olsen, R. E. and Ringo, E. (1997). Lipid digestibility in fish: a review. *Recent Research Developments in Lipids Research*, 1: 199-265.
- Ozyurt, G., Polat, A. and Ozkutuk, S. (2005). Seasonal changes in the fatty acids of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) and white sea bream (*Diplodus sargus*) captured in Iskenderun Bay, eastern Mediterranean coast of Turkey. *European Food Research and Food Technology*, 220: 120-124.
- Palmer, R. M. (1990). Prostaglandins and the control of muscle protein synthesis and degradation. *Prostaglandins, Leukotrienes Essential Fatty Acids*, 39: 95-104.
- PEPPA (Perspectives on Plant Protein Alternatives). [www.st-pee.inra.fr/ici/stpee/nut/peppa/peppa.htm](http://www.st-pee.inra.fr/ici/stpee/nut/peppa/peppa.htm)
- Peres, H., Oliva-Teles, A. (1999). Effect of the dietary lipid level on growth performance and feed utilisation by European sea bass juveniles (*Dicentrarchus labrax*). *Aquaculture*, 179: 325-334.
- Pickova, J., Dutta, P., Larsson, P. O., Kiessling, A. (1997). Early embryonic cleavage pattern, hatching success and egg-lipid fatty acid composition: comparison between two cod stocks (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 2410-2416.
- Pickova, J., Kiessling, A., Pettersson, A., Dutta, P. (1999). Fatty acid and carotenoid composition of eggs from two nonanadromous Atlantic salmon stocks of cultured and wild origin. *Fish Physiology and Biochemistry*, 21: 147-156.
- Pike, I. H. (2005). Eco-efficiency in aquaculture: global catch of wild fish used in aquaculture. *International Aquafeed*, 8: 38-40.
- Radunz-Neto, J., Corraze, G., Bergot, P. and Kaushik, S.J. (1996). Estimation of essential fatty acid requirements of common carp larvae using semi-purified artificial diets. *Archives of Animal Nutrition*, 49: 41-48.



- RAFOA (Researching Alternatives to Fish Oil in Aquaculture). [www.rafoa.stir.ac.uk](http://www.rafoa.stir.ac.uk)
- Rahman, S. A., Huah, T. S., Hassan, O. and Daud, N. M. (1995). Fatty acid composition of some Malaysian freshwater fish. *Food Chemistry*, 54: 45-49.
- Rainuzzo, J. R., Reitan, K. I. and Olsen, Y. (1997). The significance of lipids at early stages of marine fish: a review. *Aquaculture*, 155: 103-115.
- Reitan, K. I., Rainuzzo, J. R., Oie, G. and Olsen, Y. (1997). A review of the nutritional effects of algae in marine fish larvae. *Aquaculture*, 155: 207-221.
- Rodriguez, C., Perez, J. A., Badia, P., Izquierdo, M.S., Fernandez-Palacios, H. and Lorenzo- Hernandez, A. (1998). The n-3 highly unsaturated fatty acids requirements of gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) larvae when using an appropriate DHA/EPA ratio in the diet. *Aquaculture*, 169: 9-23.
- Rodriguez, C., Perez, J. A., Izquierdo, M. S., Mora, J., Lorenzo, A. and Fernandez-Palacios, H. (1994a). Essential fatty acid requirements of larval gilthead sea bream, *Sparus aurata* (L.). *Aquaculture and Fisheries Management*, 25: 295-304.
- Rodríguez, C., Pérez, J. A., Izquierdo, M. S., Lorenzo, A. and Fernández Palacios, H. (1994b). The effect of n-3 HUFA proportions in diet for gilthead sea bream (*Sparus aurata*) larval culture. *Aquaculture*, 124: 284-296.
- Rueda, F. M., Hernandez, M. D., Egea, M. A., Aguado, F., Garcia, B. and Martinez, F. J. (2001). Differences in tissue fatty acid composition between reared and wild sharpsnout sea bream, *Diplodus puntazzo* (Cetti, 1777). *British Journal of Nutrition*, 86: 617-622.
- SACN/COT (Scientific Advisory Committee on Nutrition and Committee on Toxicity) (2004). Advice on fish consumption: benefits and risks. The Stationary Office: Norwich.
- Salhi, M., Hernandez-Cruz, C. M., Bessonart, M., Izquierdo, M. S. and Fernandez-Palacios, H. (1999). Effect of different dietary polar lipid levels and different n-3 HUFA content in polar lipids on gut and liver histological structure of gilthead seabream (*Sparus aurata*) larvae. *Aquaculture*, 179: 253-263.
- Salhi, M., Izquierdo M. S., Hernandez-Cruz, C. M., Gonzalez, M., Fernandez-Palacios, H. (1994). Effect of lipid and n-3 HUFA levels in microdiets on growth, survival and fatty acid composition of larval gilthead seabream (*Sparus aurata*). *Aquaculture*, 124: 275-282.
- Santha, C. R. and Gatlin, D. M. (1991). Growth response and fatty acid com-

- position of channel catfish fry fed practical diets supplemented with menhaden fish oil. *Progressive Fish-Culturist*, 53: 135-140.
- Santiago, C. B. and Reyes, O. S. (1993). Effects of dietary lipid source on reproductive performance and tissue lipid levels of Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (Linnaeus) broodstock. *Journal of Applied Ichthyology*, 9: 33-40.
- Sargent, J. R., Bell, J. G., Bell, M. V., Henderson, R.J. and Tocher, D. R. (1995). Requirement criteria for essential fatty acids. *Journal of Applied Ichthyology*, 11: 183-198.
- Sargent, J. R., Bell, J. G., McEvoy, L., Tocher, D. R. and Estevez, A. (1999a). Recent developments in the essential fatty acid nutrition of fish. *Aquaculture*, 177: 191-199.
- Sargent, J. R., McEvoy, L., Estevez, A., Bell, J. G., Bell, M. V., Henderson, J. R. and Tocher, D. R. (1999b). Lipid nutrition of marine fish during early development: current status and future directions. *Aquaculture*, 179: 217-229.
- Sargent, J. R., Henderson, J. R. and Tocher, D. R. (1989). The lipids. Στο: J. E. Halver (ed.), 2<sup>nd</sup> edition. *Fish Nutrition*. Academic Press, New York, σσ. 153-218.
- Sargent, J. R., Tocher, D. R. and Bell, J. G. (2002). The lipids. Στο: J. E. Halver and R. W. Hardy [eds], 3<sup>rd</sup> edition. *Fish Nutrition*. Academic Press, San Diego, σσ. 181-257.
- Satoh, S., Poe, W. E. and Wilson, R. P. (1989). Effect of dietary n-3 fatty acids on weight gain and liver polar lipid fatty acid composition of fingerling channel catfish. *Journal of Nutrition*, 119: 23-28.
- Sawada, T, Takahashi, K., Hatano, M. (1993). Triglyceride composition of tuna and bonito orbital oils. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 59: 285-290.
- Serot, T., Gardener, G. and Demaimay, M. (1998). Lipid and fatty acid compositions of muscle from farmed and wild adult turbot. *Aquaculture International*, 6: 331-343.
- Shearer, K. D. (1994). Factors affecting the proximate composition of cultured fishes with emphasis on salmonids. *Aquaculture*, 119: 63-88.
- Sheridan, M. A. (1988). Lipid dynamics in fish: aspects of absorption, transportation, deposition and mobilization (mini-review). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 90B: 679-690.
- Shewbart, K. L. and Mies, W. L. (1973). Studies on nutritional requirements of brown shrimp – the effect of linolenic acid on growth of *Penaeus aztecus*. *Proceedings of the World Mariculture Society*, 4: 227-287.

- Shiau, S. Y. (1998). Nutrient requirements of penaeid shrimp. *Aquaculture*, 164: 77-93.
- Shirai, N., Suzuki, H., Tokairin, S., Ehara, H., Shun, W. (2002). Dietary and seasonal effects on the dorsal meat lipid composition of Japanese (*Silurus asotus*) and Thai catfish (*Clarias macrocephalus* and hybrid *Clarias macrocephalus* and *Clarias galipinus*). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 132A: 609-619.
- Simopoulos, A. P. (1999a). Evolutionary aspects of omega-3 fatty acids in the food supply. *Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids*, 60: 421-429.
- Simopoulos, A. P. (1999b). Essential fatty acids in health and chronic disease. *American Journal of Clinical Nutrition*, 70: 560S-569S.
- Sinanoglou, V. J., Meimaroglou, D., Miniadis-Meimaroglou, S. (2008). Triacylglycerols and their fatty acid composition in edible Mediterranean molluscs and crustacean. *Food Chemistry*, 110: 406-413.
- Sinclair, A. J., Attar-Bashi, N. M. and Li, D. (2002). What is the Role of  $\alpha$ -Linolenic Acid for Mammals. *Lipids*, 37: 1113-1123.
- Sirot, V., Oseredczuk, M., Bemrah-Aouachria, N., Volatier, J. L. and Leblanc, J. C. (2008). Lipid and fatty acid composition of fish and seafood consumed in France: CALIPSO study. *Journal of Food Composition and Analysis*, 21: 8-16.
- Sitja-Bobadilla, A., Pena-Llopis, S., Gomez-Requeni, P., Medale, F., Kaushik, S. J. and Perez-Sanchez, J. (2005). Effect of fishmeal replacement by plant protein sources on non-specific defence mechanisms and oxidative stress in gilthead seabream (*Sparus aurata*). *Aquaculture*, 249: 387-400.
- Sorbera, L. A., Zanuy, S. and Carrielo, M. (1998). A role for polyunsaturated fatty acids and prostaglandins in oocyte maturation in the sea bass (*Dicentrarchus labrax*). Στο: H. Vandry, M. C. Tonon, E. W. Roubos and A. Loof [eds]. Trends in Comparative Endocrinology and Neurology: From Molecular to Integrative Biology. New York Academy of Sciences, New York. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 839: 535-537.
- Soriguer, F., Serna, S., Valverde, E., Hernando, J., Martín-Reyes, A., Soriguer, M., Pareja, A., Tinahones, F., Esteva, I. (1997). Lipid, protein, and calorie content of different Atlantic and Mediterranean fish, shellfish, and molluscs commonly eaten in the south of Spain. *European Journal of Epidemiology*, 13: 451-63.

- Steffens, W. (1997). Effects of variation in essential fatty acids in fish feeds on nutritive value of freshwater fish for humans. *Aquaculture*, 151: 97-119.
- Suprayudi, M. A., Takeuchi, T. and Hamasaki, K. (2004). Effects of Artemia enriched with eicosapentaenoic and docosahexaenoic acid on survival and occurrence of molting failure in megalop larvae of the mud crab *Scylla serrata*. *Fisheries Science*, 70: 650-658.
- Tacon, A. G. J. (2004). Use of fish meal and fish oil in aquaculture: a global perspective. *Aquatic Resources, Culture and Development*, 1: 3-14.
- Takeuchi, T. and Watanabe, T. (1976). Nutritive value of n-3 highly unsaturated fatty acids in pollack liver oil for rainbow trout. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 42: 907-919.
- Takeuchi, T. and Watanabe, T. (1977). Requirement of carp for essential fatty acids. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 43: 541-551.
- Takeuchi, T., Arai, S., Watanabe, T. and Shimma, Y. (1980). Requirement of eel, *Anguilla japonica* for essential fatty acids. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 46: 345-353.
- Takeuchi, T., Satoh, N., Sekiya, S., Shimizu, T. and Watanabe, T. (1999). The effect of dietary EPA and DHA on the molting rate of larval swimming crab *Portunus trituberculatus*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 65: 998-1004.
- Takeuchi, T., Satoh, S. and Watanabe, T. (1983). Requirement of *Tilapia nilotica* for essential fatty acids. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 49: 1127-1134.
- Takeuchi, T., Watanabe, K., Yong, W. Y. and Watanabe T. (1991). Essential fatty acids of grass carp *Ctenopharyngodon idella*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 57: 467-473.
- Takeuchi, T., Watanabe, T. and Ogino, C. (1979). Availability of carbohydrate and lipid as dietary energy for carp. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 45: 977-982.
- Takeuchi, T., Toyota, M., Satoh, S. and Watanabe T. (1990). Requirement of juvenile red seabream *Pagrus major* for eicosapentaenoic and docosahexaenoic acids. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 56: 1263-1269.
- Teshima, S. (1983). Sterol metabolism. Στο: G. Pruder, C. J. Langdon and D. E. Conklin [eds]. Proceedings of the Second International Conference on Aquaculture Nutrition: Biochemical and Physiological Approaches to Shellfish Nutrition. Louisiana State University, Baton Rouge, σσ. 205-216.

- Teshima, S., Kanazawa, A. and Koshio, S. (1992). Ability for bioconversion of n-3 fatty acids in fish and crustaceans. *Oceanis*, 18: 67-75.
- Thongrod, S., Takeuchi, T., Satoh, S. and Watanabe, T. (1989). Requirement of fingerling white fish *Coregonus lavaretus maraena* for dietary n-3 fatty acids. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 55: 1983-1987.
- Tocher, D. R. (2003). Metabolism and Functions of Lipids and Fatty Acids in Teleost Fish. *Reviews in Fisheries Science*, 11: 107-184.
- Tocher, D. R., Bell, J. G., Dick, J. R., Henderson, R. J., McGhee, F., Mitchell, D.F. and Morris, P.C. (2000). Polyunsaturated fatty acid metabolism in Atlantic salmon (*Salmo salar*) undergoing parr-smolt transformation and the effects of dietary linseed and rapeseed oils. *Fish Physiology and Biochemistry*, 23: 59-73.
- Uauy, R., Hoffman, D. R., Mena, P., Llanos, A. and Birch, E. E. (2003). Term infant studies of DHA and ARA supplementation on neurodevelopment: results of randomised controlled trials. *Journal of Pediatrics*, 143: S17-S25.
- USDA (United States Department of Agriculture, Agricultural Research Service) 2007. USDA Nutrient Database for Standard Reference, Release 20. <http://www.nal.usda.gov>
- Verreth, J., Coppoolse, J., Segner, H. (1994). The effect of low HUFA- and high HUFA- enriched Artemia, fed at different feeding levels, on growth, survival, tissue fatty acids and liver histology of *Clarias gariepinus* larvae. *Aquaculture*, 126: 137- 150.
- Watanabe, T., Takeuchi, T., Sahto, M. and Nishimura, K. (1984). Effect of low protein-high calory or essential fatty acid deficiency diet on reproduction of rainbow trout. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 50: 1207-1215.
- Watanabe, W. O., Wicklund, R. I., Olla, B. L., and Wicklund, R. I. (1989). The effects of salinity on reproductive performance of Florida red tilapia. *Journal of the World Aquaculture Society*, 20: 223-229.
- Whalen, K. S., Brown, J. A., Parrish, C. P., Lall, S. P. and Goddard, J.S. (1999). Effect of dietary n-3 HUFA on growth and body composition of juvenile yellowtail flounder (*Pleuronectes ferrugineus*). *Bulletin Aquaculture Association Canada*, 98: 25-29.
- Wirth, M., Steffens, W., Meinelt, T. and Steinberg, C. (1997). Significance of docosahexaenoic acid for rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) larvae. *Fett/Lipid*, 99: 251-253.

- Wodkte, E. and Cossins, A. R. (1991). Rapid cold-induced changes of membrane order and  $\Delta 9$ -desaturase activity in endoplasmic reticulum of carp liver: A time-course study of thermal acclimation. *Biochimica et Biophysica Acta – Biomembranes*, 1064: 343-350.
- Xu, X., Wenjuan, J., Castell, J. D. and O'Dor, R. (1994). Essential fatty acid requirement of the Chinese prawn, *Penaeus chinensis*. *Aquaculture*, 127: 29-40.
- Yanar, Y. and Celik, M. (2005). Seasonal variations of fatty acid composition in wild marine shrimps (*Penaeus semisulcatus* De Haan, 1844 and *Metapenaeus monoceros* Fabricus, 1789) from the eastern Mediterranean Sea. *Food Science and Technology International*, 11: 391-395.
- Yang, X., Tabachek, J. L. and Dick, T. A. (1993). Effects of dietary n-3 polyunsaturated fatty acids on lipid and fatty acid composition and haematology of juvenile Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.). *Fish Physiology and Biochemistry*, 12: 409-420.
- Yone, Y. (1978). Essential fatty acids and lipid requirements of marine fish. Στο: Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries [eds]. Dietary lipids in aquaculture. Tokyo, Japan, Koseisha-Koseik-Abu, σσ. 43-59.
- Young, G. and Conquer, J. (2005). Omega-3 fatty acids and neuropsychiatric disorders. *Reproduction Nutrition Development*, 45: 1-28.
- Yu, T.C. and Sinnhuber, R. O. (1979). Effect of dietary  $\omega 3$  and  $\omega 6$  fatty acids on growth and feed conversion efficiency of Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Aquaculture*, 16: 31-38.
- Yurkowski, M. (1989). Lipid content and fatty acid composition of muscle from some freshwater and marine fish from central and Arctic Canada. Στο: R.K. Chandra (ed.). Health effects of fish and fish oils. ARTS Biomedical Publishers and Distributors, Newfoundland, σσ. 547-557.
- Zheng F., Takeuchi T., Yosheda K., Kobayashi M., Hirokawa J. and Watanabe T. (1996). Requirement of larval cod for arachidonic acid, eicosapentaenoic acid and docosahexaenoic acid using enriched *Artemia* nauplii. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 62: 669-676.
- Zheng, Z. J., Croft, J. B., Giles, W. H. and Mensah, G. A. (2001). Sudden cardiac death in the United States, 1989 to 1998. *Circulation*, 104: 2158-2163.
- Ziboh, V. A. (1998). The role of n-3 fatty acids in psoriasis. Στο: J. Kremer (ed.). Medicinal fatty acids in inflammation. Birkhauser Verlag, Basel, σσ. 45-53.