

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

TERMOGENI U ŽIVINAK HRANE
SPECIFIC DYNAMIC ACTION
SEMINARSKI RAD

Marija Krajnovi
Preddiplomski studij biologije
(Undergraduate Study of Biology)
Mentor: Zoran Tadi

Zagreb, 2014.

1. SADRŽAJ

1.	SADRŽAJ.....	2
2.	UVOD.....	4
3.	SDA ili termogeni učinak hrane.....	5
4.	Metode mjerenja.....	7
4.1	Izravna kalorimetrija.....	7
4.2	Neizravna kalorimetrija.....	8
5.	Čimbenici koji utječu na termogeni učinak hrane.....	9
5.1	Sastav obroka.....	9
5.2	Vrsta obroka.....	10
5.3	Veličina obroka.....	10
5.4	Temperatura obroka.....	11
5.5	Veličina tijela.....	11
5.6	Sastav tijela, spol i dob.....	12
5.7	Temperatura okoline – egzotermi.....	13
5.8	Temperatura okoline – endotermi.....	14
5.9	Koncentracija plinova i salinitet.....	14
6.	Mehanizmi termogenog učinka hrane.....	15
6.1	Preabsorptivni procesi kod SDA.....	16
6.2	Postabsorptivni procesi kod SDA.....	18
7.	SDA u energetsom proračunu.....	19
8.	Taksonomski pregled SDA.....	20
8.1	Beskralješnjaci.....	20
8.2	Ribe.....	21
8.3	Vodozemci.....	21
8.4	Gmazovi.....	22
8.5	Ptice.....	22
8.6	Sisavci.....	23
8.7	Ljudi.....	23
9.	Zaključak.....	25

10.	Literatura.....	26
11.	Sažetak.....	28
12.	Summary	29

2. UVOD

Već više od 200 godina se istražuje metabolički odgovor organizma koji se događa uslijed probave hrane. Najčešći i engleski naziv je "specific dynamic action" ili "SDA", tj. "termogeni učinak hrane". SDA ili termogeni učinak hrane je definiran kao sva energija potrošena uslijed svih aktivnosti u tijelu (ili sva proizvedena toplina) koje se događaju zbog uzimanja, probave, absorpcije i asimilacije hrane.

Tokom godina se termogeni učinak hrane istraživao na mnogim beskrležnjacima i kralježnjacima. Karakteristika za sve skupine tih životinja je da se odmah nakon unošenja hrane jako brzo povećava razina metabolizma koja, kad dođe do neke maksimalne vrijednosti, vraća se puno sporije do razine na kojoj je bila prije hranjenja. Maksimalna razina metabolizma ovisi o vrsti. Nakon unošenja hrane se povećava za 25% kod ljudi, 136% kod riba, pa čak i do 687% kod zmija.

Postoje mnogi čimbenici koji utječu na jačinu i duljinu trajanja metaboličkog odgovora ili SDA, a to su na primjer vrsta, veličina, sastav, temperatura hrane, veličina i sastav tijela organizma i više vanjskih čimbenika kao što su vanjska temperatura, koncentracija plinova tj. kisika ili salinitet.

Obroci koji su veliki i u komadu, imaju jak egzoskelet i sl. trebaju se dulje probavljati i zato generiraju jači metabolički odgovor od manjih, mekših i fragmentiranih obroka. SDA jako varira i ovisi o individualnoj probavi organizma prije i poslije absorpcije.

SDA je oblikovani odgovor metabolizma uslijed probave i asimilacije hrane i ima bitan udio u potrošnji energije organizma, kod zmija čak i od 19% do 43% dnevne potrošnje.

3. SDA ili termogeni u inak hrane

Kao što smo već rekli, termogeni u inak hrane je obligatorni metaboliti koji odgovor uslijed probave i asimilacije hrane. On je definiran kao sva energija potrošena (ili sva proizvedena toplina) koja se događa zbog uzimanja, probave, absorpcije i asimilacije hrane (Secor 2008.).

Toplina se stalno proizvodi u tijelu kao nusprodukt katabolizma hrane. Ta oslobođena energija se u tijelu može pretvoriti u tri oblika: energija za kemijsku pohranu, energiju za vanjski rad i u metaboličku toplinu. (Rhoades i Pflanzler 1996)

Kalorimetrijom se eksperimentalno mjeri energija hrane. Hrana se u kalorimetru spaljuje do pepela, a toplina koja se proizvede je zapravo totalna energija hrane. Ali nije sva hrana koju životinja ili ovjek pojede probavljiva, pa se iz nje ne može dobiti sva energija. Energija koja se može iskoristiti je zapravo „probavljena energija“, a ostala se gubi u fecesu. Od te „probavljene energije“ samo je dio koji se može metabolizirati, a ostatak nutrijenata se izgubi izlučivanjem mokraćne. Većina te energije se koristi za održavanje, rast i reprodukciju (tzv. „net-energy“), a ostatak se gubi u procesu probavljanja tj. u obliku SDA. SDA je jako važan izvor topline za endotermne životinje i širi se cijelim tijelom. (Moyes i Schulte 2006)

Energetski sistemi tijela imaju oko 20% efikasnosti, tj. kod maksimalne efikasnosti 20% kemijske energije hrane je dostupno za vanjski rad, a 80% se pretvori u toplinu. Kod ovjeka koji miruje uglavnom se sva energija pretvori u toplinu (bez rada). Kada nebi bilo tjelesne reakcije gdje se gubi toplina, razina metabolizma jedinke u mirovanju bi podigla tjelesnu temperaturu otprilike 1°C za svaki sat. Razina metabolizma se definira kao količina energije iz hrane koja je pretvorena po jedinici vremena od strane jedinke (Rhoades i Pflanzler 1996).

Razina metabolizma osobe u mirovanju se povećava nakon uzimanja hrane i ostaje povišena nekoliko sati. Povećana proizvodnja topline koja je rezultat probavljanja hrane zove se SDA ili termogeni u inak hrane. Obrok koji sadrži velike količine ugljikohidrata i masti povećava razinu metabolizma za samo 4%. A obrok koji sadrži velike količine proteina može povisiti razinu metabolizma čak i do 30%. Glavni izvor povećanja topline tijela je jetra i njen metabolizam. Tu činjenicu podupire opažanje da se razina metabolizma kod pasa povećava kada se intravenski daju

aminokiseline. Ako se jetra prije infuzije ukloni, onda se proizvodnja topline samo malo povisi.

Svaki faktor koji povećava ili smanjuje oslobođenu energiju iz hrane također utječe i na razinu metabolizma. Fizička aktivnost najjače utječe na povećanje tjelesne temperature i prema tome ima jaki utjecaj i na razinu metabolizma. Aktivnost miša troši kemijsku energiju, koja je kod sportaša u mirovanju oko 1500 do 1700 kilokalorija, a ako mu se povećava aktivnost može trošiti i do 20 puta više u samo par minuta. Ako se toplota nebi gubila tokom intenzivne tjelovježbe, količina topline koja bi se proizvela bila bi dovoljna da podigne tjelesnu temperaturu i do 4°C po satu i rezultirala bi smrću te osobe (Rhoades i Pflanzler 1996).

Sve stanične, biokemijske i enzimatske reakcije su ovisne o temperaturi. Regulacija tjelesne temperature kod ljudi blizu gornje granice tolerancije dozvoljava održavanje optimalnih staničnih funkcija. Ako se stanična temperatura spusti za 10°C, njene reakcije se smanjiti za otprilike 2,5 puta. Ljudska metabolička aktivnost se promijeniti za oko 12% za svaki stupanj promjene u temperaturi tijela. Stoga je regulacija tjelesne temperature kod homeoterma važna da bi se osigurao kapacitet za brz metabolizam, koji omogućuje jake fiziološke aktivnosti kao što je tjelovježba. Također se mora održati termalna homeostaza da bi organizam normalno funkcionirao i da bi bio neovisan o vanjskim promjenama u temperaturi. Stalna temperatura tijela se održava tako da se stvori ravnoteža između proizvodnje i gubitka topline (Rhoades i Pflanzler 1996).

4. Metode mjerenja

Sva istraživanja termogenog uinka hrane ili SDA su se uglavnom držala sli njih principa i protokola pokusa. Prvo se mjeri temeljna razina metabolizma za svaku jedinku. Za egzoterme se uzima standardna metaboli ka razina („standard metabolic rate“ – SMR), a to je minimalna metaboli ka razina jedinke nakon absorpcije hrane i u mirovanju u svom neaktivnom periodu. Mnogi terestri ki i akvati ni sedentarni egzoterme e ostati inaktivni tokom posta tj. nehranjenja, i tokom hranjenja. Mnogima koji stalno plivaju ili traže hranu (ribe ili rovke) je puno teže odrediti osnovu prije hranjenja. Za endoterme se uzima osnovna metaboli ka razina („basal metabolic rate“ – BMR). To je minimalna razina metabolizma inaktivne jedinke nakon absorpcije, koja je u svojoj termoneutralnoj zoni u neaktivnom periodu (Secor 2008).

BMR je standardna mjera razine metabolizma koja dozvoljava uspore ivanje me u jedinkama. Da bi se izmjerila BMR, postavljeni su standardni uvjeti da bi izmjerili tzv. „standardni/bazalni uvjeti“, s obzirom da je razina metabolizma tokom spavanja niža. Bolji opis BMR je da je to „osnovna metaboli ka cijena života“ (Rhoades i Pflanzler 1996).

Razina metabolizma je mjera sveukupne energije koje tijelo iskoristi u jedinici vremena. Kod osobe koja miruje i sjedi u ugodnoj temperaturi, skoro se sva energija pretvara u tjelesnu toplinu. Normalna osoba održava tjelesnu temperaturu tako da otpusti u okolis jednaku koli inu topline koju i proizvede. Zato se razina metabolizma osobe može odrediti tako da se mjeri emisija topline iz tijela u znanom vremenskom periodu (izravna kalorimetrija) ili tako da se mjeri koli ina kisika koju tijelo potroši u jedinici vremena (neizravna kalorimetrija) (Rhoades i Pflanzler 1996).

4.1 Izravna kalorimetrija

Izravna kalorimetrija se rijetko koristi i teža je za izvesti. Ona mjeri potrošnju energije iz koli ine topline koju otpušta tj. proizvodi jedinka. Jedinka se stavlja u izoliranu komoru tzv. kalorimetar, gdje se održava stalna temperatura pomo u sustava radijatora sa vodom koji tako er skuplja i otpuštenu toplinu, a ta otpuštena toplina jedinke se mjeri direktno pomo u termometra. Iako je ovo vrlo to na metoda mjerenja, jako je skupa, nezgrapna i dugo traje. Stoga se koristi samo u istraživa ke svrhe ili da se potvrde rezultati neke jeftinije i prakti nije metode (Rhoades i Pflanzler 1996).

4.2 Neizravna kalorimetrija

Neizravna kalorimetrija dobiva količinu potrošene energije iz mjerenja izmjene respiratornih plinova u jedinici vremena, tj. od razine potrošnje kisika i/ili proizvodnje ugljičnog dioksida, i pomoću pretpostavki o supstratu koji se metabolizira tj. probavlja (Secor 2008). Ova metoda se temelji na činjenici da 95-100% dostupne energije tijela dolazi iz reakcija na staničnoj razini sa kisikom. Stoga se razina metabolizma može točno procijeniti iz potrošnje kisika. Istraživanja koja su koristila i izravnu i neizravnu metodu pokazala su da se rezultati razlikuju manje od 5%. Greške u neizravnoj metodi nisu dovoljno velike da bi premašile njene prednosti, kao što su mala cijena, te velika brzina i praktičnost. Neizravna kalorimetrija je ovisna o specijalnom instrumentu za mjerenje potrošnje kisika koji se zove respirometar, i o energetskekvivalentu kisika koji je količina energije oslobođena kada tijelo potroši 1L kisika da bi proizvelo metaboličku energiju (Rhoades i Pflanzler 1996).

Kada se dobije temeljna vrijednost, životinja se hrani prirodnom ili sa umjetnom hranom (gdje se znaju točni omjeri nutrijenata) do sitosti ili joj se daje određeni postotak njene težine u hrani. Nakon hranjenja se mjere razine metabolizma ili kontinuirano ili u određenim intervalima, da bi se mogao točno prikazati i ilustrirati profil odgovora metabolizma nakon hranjenja. Najčešće se prikazuje razina metabolizma na y-osi, a na x-osi je prikazano vrijeme hranjenja (Secor 2008).

Najčešći parametri koji se računaju i analiziraju su:

- osnovna metabolička razina (BMR ili SMR)
- maksimalni vrh metabolizma
- „scope“ - maksimalna vrijednost podijeljena sa osnovnim metabolizmom
- vrijeme do maksimalne vrijednosti
- trajanje metaboličkog tj. SDA odgovora
- SDA – sva energija potrošena iznad bazalnog metabolizma u trajanju SDA odgovora
- SDA koeficijent – SDA podijeljena sa energijom obroka

SDA se računa iz zbroja potrošenog kisika ili proizvedenog ugljičnog dioksida, iznad crte osnovnog metabolizma i pretvorenog u energiju. Ako se mjerenja metabolizma skrate prije nego što se razine vrata na osnovne vrijednosti, izračunata SDA bit će premala, ta se greška često događa u mjerenju na ljudima. Mnoga istraživanja su pokazala cirkadijski ritam u aktivnosti i metabolizmu organizama koji su proučavani. To znači da se

dnevna povećanja metabolizma zbog aktivnosti u eksperimentalnoj komori moraju izuzeti iz izračuna za SDA.

SDA koeficijent se računa tako da se SDA podijeli sa energijom obroka, a popularan je zato što dozvoljava da se uspoređuju vrijednosti SDA unutar jedinki iste vrste tj. intraspecifično ili između jedinki različitih vrsta tj. interspecifično, bez obzira na veličinu i tip obroka, veličinu i temperaturu tijela životinje. Neki znanstvenici se ne slažu sa korištenjem SDA koeficijenta za komparativne analize zbog nepotvrđene pretpostavke da je odnos između SDA i konzumirane energije izometrijski, i da različiti tipovi obroka neće imati jednak odnos utroška mase prilikom probave te neće imati isti energetska sadržaj (Secor 2008).

5. Čimbenici koji utječu na termogeni u inak hrane

Jačina i trajanje metaboličkog odgovora nakon hranjenja ovisi o osobinama obroka (sastav, tip, veličina i temp.), značajkama životinja (veličina i sastav tijela, spol i dob) i o vanjskim uvjetima (temperatura okoliša, koncentracija plinova i salinitet) (Secor 2008).

5.1 Sastav obroka

Rubner (1902) je prvi koji je opisao utjecaj sastava obroka na SDA, tako što je usporedio metabolički odgovor poslije hranjenja pasu, nakon probavljanja mesa, šećera i masti. Mnogi su nastavili njegova istraživanja, kao što je Lusk koji je isto radio istraživanja na psima. Davao im je različite obroke, od otopine jedne aminokiseline, šećera ili masti, do kombinacije nutrijenata i netaknutih komada mesa.

Mnogi drugi su se bavili sličnim istraživanjima, a poticaj tome bila je pretpostavka da balansirani obrok (daje što više potrebnih nutrijenata) potiče manju SDA, a već je „net-energy“ tj. energija za održavanje, rast i reprodukciju. Od vremena Rubnera općiti konsensus je da proteinski obroci generiraju veću SDA tj. metabolički odgovor nego obroci sa više ugljikohidrata ili masti. Ovo se pokazalo točnim za ribe, vodozemce, gmazove, ptice i sisavce. Također se pokazalo da se SDA povećava sa relativnom količinom proteina u hrani. Rast od 0,5, 1,5 i 7 puta količine proteina u hrani je generirao rast od 0,23, 0,78 i 3 puta kod SDA nekih vrsta riba. Suprotno ovim rezultatima, u istraživanjima na nekim vrstama riba, nađeno je da na razinu SDA nije utjecalo čak ni povećanje od 0,56-0,58 puta proteina u hrani. Također, nekim je istraživanjima pokazano da se povećanjem razine lipida u hrani ne mijenja razina SDA ili se čak i

smanjuje. Novo mišljenje je da na SDA utje u interakcije relativnih koli ina proteina, ugljikohidrata i lipida (Secor 2008).

5.2 Vrsta obroka

Relativno malo se istraživao u inak razli itih prirodnih vrsta hrane na SDA, uz kontrolu veli ine tijela životinje i veli ine obroka. Najviše istraživanja se radilo na vodozemcima. Svi rezultati ukazuju da se više energije potroši (time je i SDA viša) da bi se razgradio i asimilirao plijen sa tvrdim hitinskim egzoskeletom (npr. kukci), nego što se potroši na probavu plijena mekanog tijela (npr. gujavice, razne li inke). Na primjer, probava plijena tvrdog tijela je u daždevnjaka *Ambystoma tigrinum* izazvala ak i do 75% ve u SDA nego kad je on probavljao plijen mekog tijela (Secor i Boehm 2006).

5.3 Veli ina obroka

Veli ina obroka je vrlo bitan odlu uju i imbenik u SDA. Mnoga istraživanja zaklju ila su da, kad se kontrolira vrsta obroka, tjelesna temperatura i veli ina tijela životinje, svako pove anje veli ine obroka uzrokuje pove anje maksimalnog vrha metabolizma nakon hranjenja, u trajanju povišenog metabolizma i SDA. Ovo se objašnjava injenicom da se pove ava vrijeme i trud da bi se probavio i asimilirao veliki obrok. U nekim su istraživanjima zaklju ili da postoji linearni odnos između veli ine obroka i maksimalnog vrha metabolizma, trajanja odgovora metabolizma i SDA (Secor 2008).

Drugi su znanstvenici, suprotno ovome, došli do zaklju ka da maksimum u metaboli kom odgovoru dolazi do platoa u svojoj vrijednosti, i ne može se više pove ati, kada se životinju hrani velikim obrocima (Jobling i Davies 1980; Secor i Boehm 2006). Jobling i Davies (1980) su predložili da metaboli ki procesi u SDA mogu do i do maksimalne razine koja je odre ena oksidativnim kapacitetom probavnog tkiva. Kod ve ine životinja taj je plato metabolizma (2 do 4 puta ve i od osnovne razine) manji od maksimalne razine metabolizma do koje dolazi kod naporne tjelesne aktivnosti (5 do 10 puta ve e od osnovne razine). Iznimka ovom pravilu su zmije koje miruju i ekaju plijen na mjestu. Njima se tokom probavljanja može povisiti potrošnja kisika iznad maksimuma koje troše tokom puzanja (Secor 2008).

Ako dva puta pove amo veli inu obroka, dva puta se pove a SDA. Da bi se vidjelo kako dva puta ve i obrok djeluje na SDA, maksimalni vrh metabolizma nakon hranjenja i vrijeme trajanja odgovora metabolizma, izra unat je „koeficijent odgovora“ za dva ili više puta ve i obrok (Q_{2x}).

Taj koeficijent predstavlja faktorijelno povećanje u nekom parametru sa dvostrukim povećanjem potražnje, koji je u ovom slučaju veličina obroka (Secor i Boehm 2006). Kroz sve taksonomske skupine, Q_{2x} za SDA je u prosjeku $2,06 \pm 0,06$, što nije jako različito od 2,0, i s time podupire predviđanje da dvostruko povećanje veličine obroka također dva puta povećava i SDA. To pravilo povećanja SDA također vrijedi i za povećanje u metaboličkom vrhu i u duljini trajanja povišenog odgovora metabolizma (Secor 2008).

5.4 Temperatura obroka

Endotermi uglavnom konzumiraju hranu niže temperature od njihove tjelesne (obično jednaka temperaturi okoliša). Zato se mora proizvesti dodatna toplina da bi se povisila temperatura hrane i tijela, stoga se cijena zagrijavanja hrane uključuje u SDA odgovor metabolizma. Energija potrebna za zagrijavanje hrane varira i veća je što je obrok veći i hladniji, a manja što je obrok topliji i manji. Ti učinci temperature hrane jako su vidljivi u endotermima koji žive u hladnijim podnebljima i konzumiraju hranu koja može biti hladnija i više od 30°C od njihove tjelesne temperature (Secor 2008).

Istraživanja su rađena na mnogim vrstama npr. Wilson i Culik (1991) su odraslim Adelijskim pingvinima (*Pygoscelis adeliae*) tjelesne temp $37,5^{\circ}\text{C}$ dali 300g kozica temp. 0°C . To je četiri puta povećalo potrošnju kisika, a topli obrok kozica (37°C) nije prouzročio značajniji porast u razini metabolizma. Pošto oni nisu istražili specifičan odgovor SDA na određenu ingestiju i asimilaciju obroka, zaključili su da je sva potrošena energija nakon hranjenja iznad razine BMR-a zapravo cijena zagrijavanja obroka. Kasnije su James i Chappell (1995) uočili specifičan SDA odgovor u istih pingvina, kada su mladuncima davali podgrijani obrok kozica (40°C). Rezultati ovih istraživanja pokazuju potrebu da se eksperimentalno testiraju i/ili kontroliraju učinci temperature obroka kada je ona značajno različita od tjelesne temperature.

5.5 Veličina tijela

Povećana veličina tijela, dok se održavaju relativno stalnim veličinama i vrstama obroka i tjelesna temperatura, može stvoriti i odgovarajuće povećanje u razini metabolizma i SDA odgovoru. Ova tvrdnja je uglavnom točna u svim slučajevima. BMR, maksimalni vrh metabolizma i SDA se povećavaju kao se povećava tjelesna masa. Ali, učinci tjelesne mase na trajanje SDA odgovora su različiti, ponekad se trajanje smanjuje, ponekad se ne

mijenja, a ponekad se povećava sa povećanjem mase, ovisno o vrsti životinje (Secor 2008).

Razina metabolizma nije izravno vezana za tjelesnu težinu, ali je grubo proporcionalna površini tijela. Zato se razina metabolizma često izražava kao funkcija površine tijela ($\text{Cal}/\text{m}^2/\text{h}$). Kada se proizvodnja topline izrazi na ovaj način, odrasle osobe različite veličine tijela imaju sličnu razinu metabolizma. To je zato što se metabolička toplina gubi na površini tijela i zato što se jednaka količina topline koja se izgubila mora i proizvesti da bi se održala temperaturuna homeostaza i konstantna temperatura tijela (Rhoades i Pflanzler 1996).

Iako se utjecaj mase tijela na bazalni metabolizam puno više istraživao intra i interspecifično za sve taksonomske skupine, vrlo je malo istraživanja razlika u odnosima SDA odgovora. U tim su istraživanjima važne kontrola vrste hrane, relativna masa tijela i za egzoterme je bitno reguliranje njihove tjelesne temperature. Inter i intraspecifični odnosi tjelesne mase i SDA odgovora su se istraživali na nekoliko skupina vodozemaca i gmazova, i za svaku od tih analiza, mjerni eksponent SDA (1,01-1,11) se ne razlikuje jako od 1,0 (Secor 2008).

5.6 Sastav tijela, spol i dob

Osim istraživanja na ljudima koja su proučavala utjecaj pretilosti na SDA, ima jako malo pokušaja da se istraži sastav tijela na SDA.

U sojeva mršavih i debelih kokoši, nije bilo razlike u SDA dok su ih hranili komercijalnom hranom u obliku peleta (puno proteina i malo masti ili malo proteina i puno masti). Kod dva psa slične mase, jedan mršaviji (hrt), a drugi deblji (mješanac mastifa), obrok od 200g govejeg srca stvorio je veći i maksimalni vrh metabolizma i dva puta veći u SDA u mršavog psa (Secor 2008).

Zanimanje za odnos sastava tijela i SDA u ljudi proizlazi iz hipoteze da je pretilost rezultat nasljednog smanjenog SDA odgovora i zato se više konzumirane energije sprema u tijelo nego što se troši u metabolizmu. Predloženi mehanizmi za reducirani SDA odgovor uključuju smanjeni odgovor simpatičkog živčanog sustava nakon hranjenja i time i smanjen fakultativni metabolički odgovor i otpornost na inzulin čime se smanjuju razine apsorpcije glukoze u tkiva. Od 49 istraživanja, 20 ih nije našlo razliku u SDA kod pretilih i mršavih osoba, a u ostalih 29 većina pretilih ljudi ima smanjenu SDA. Mišljenja su podijeljena i ne zna se dolazi li do pretilosti radi smanjene SDA ili je smanjena SDA uzrokovana prekomjernom težinom. Pokazalo se da uslijed gubitka težine, prije pretili

Ijudi zadrže nisku SDA, ali druga istraživanja nisu našla nikakve razlike u SDA između prije pretilih i osoba koje nisu imale prekomjernu težinu. Time su zaključili da reducirana SDA nije primarno patogeni faktor u ljudskoj pretilosti, nego je vjerojatno fenomen koji se događa kao posljedica debljine.

Rijetka su istraživanja koja bilježe spol životinja i često ne razdvajaju podatke o SDA na ženke i mužjake. Među jako malo istraživanja koje ističu spol životinja, rezultati su podvojeni; kod nekih ima razlika u SDA mužjaka i ženki a kod nekih nema.

Iako istraživanja na ljudima redovito ističu spol, malo njih ima i muške i ženske subjekte, a još manje daju razdvojene podatke. U tim istraživanjima nema vidljivih razlika u SDA između žena i muškaraca kada se usklade težine.

Utjecaj starenja na SDA odraslih jedinki se istraživao samo na ljudima. Zbog smanjivanja dnevne potrošnje energije sa starenjem, pretpostavlja se da i SDA također pada s povećanjem dobi. Ali, istraživanja su pokazala miješane rezultate: kod nekih su stariji muškarci imali manju SDA, kod drugih nije bilo razlike, a neki su objasnili razliku u SDA s obzirom na dob tako što je drugačiji sastav tijela ili jedinke imaju različitu fizičku aktivnost. U jedinom istraživanju rađenom na ženama nema razlike u SDA s obzirom na dob (Secor 2008).

5.7 Temperatura okoline – egzotermi

Razine metabolizma egzoterma variraju kao funkcija vanjske temperature i s time i temperature tijela. Povećane temperature tijela uzrokuju povećanje razine metabolizma, povećanje probave i asimilacije hrane. Zato će bilo koja promjena u temperaturi tijela promijeniti i profil metabolizma nakon hranjenja. Istraživanja pokazuju da povećanje temperature uzrokuje i odgovarajuće povećanje u SMR i maksimalnom vrhu metabolizma, te smanjenje trajanja odgovora metabolizma.

Ako pretpostavimo da je energija utrošena na probavu i asimilaciju nekog obroka stalna, bez obzira na razinu probave, onda možemo pretpostaviti da SDA neće varirati sa tjelesnom temperaturom. To se potvrdilo u određenom broju istraživanja, ali jednaki broj istraživanja na drugim vrstama pokazuje promijene u SDA zbog varijacija temperature tijela, a kod nekih se SDA čak i smanjila s povećanjem tjelesne temperature (Secor 2008).

5.8 Temperatura okoline – endotermi

Rubner je 1902. godine predložio da se kod endoterma, sa smanjenjem temperature u prirodi ispod termoneutralne zone, smanjuje i SDA, jer se toplina SDA više koristi za održavanje tjelesne temperature. Rubner je vidio da se za 50% povećala proizvodnja topline psa kojeg je hranio mesom na 30°C, a nije vidio nikakav porast kada su ga hranili na 7°C. Ova pojava bi reducirala termoregulatorne troškove i dozvolila sa uvanjoj energiji da se koristi za druge funkcije (aktivnost, rast, reprodukcija). Ta tzv. adaptivna termalna supstitucija je korisna za endoterme koji žive u hladnijim podnebljima, kao mehanizam štednje energije. Rubner je svoju teoriju nazvao „kompenzacijska teorija“, ona je postala cilj mnogih istraživanja SDA na pticama i sisavcima. Rezultati tih istraživanja su različiti: nekoliko ih je pokazalo da se SDA smanjuje sa vanjskom temperaturom dok drugi nisu našli nikakve dokaze supstitucije. Naišli su na slučajeve gdje je supstitucija djelomična ili da SDA može potpuno zamijeniti proizvodnju topline na niskim temperaturama. Neka istraživanja nisu našla nikakve indikacije da SDA može zamijeniti tj. biti protuteža termoregulatornim troškovima na niskim temperaturama (Secor 2008).

Sva ta istraživanja rađena su na različitim vrstama. Rosen i Trites (2003) prezentirali su teoretske i eksperimentalne razloge zašto nema supstitucije SDA s termoregulatornim troškovima i zašto se rezultati mnogih istraživanja razlikuju. Objasnili su postojanje alternativnih fizioloških, anatomskih mehanizama kao i mehanizama ponašanja sa ciljem smanjenja gubitka topline. Također postoje i varijacije između organizama u njihovoj ekologiji, taksonomiji i starosti, ali i u dizajnu samih pokusa. Oni su postavili hipotezu da do smanjenja SDA s vanjskom temperaturom dolazi zbog prestanka probavnih aktivnosti na niskim temperaturama, a ne zbog termalne supstitucije (Secor 2008).

5.9 Koncentracija plinova i salinitet

Smanjenje PO_2 (parcijalnog tlaka kisika) ozbiljno utječe na SDA odgovor i u kopnenih i vodenih organizama. Kada su raka vrste *Carcinus maenas* stavili u hipoksiju u vodu, jako se smanjio SDA, ali to može biti posljedica istovremene redukcije u sintezi proteina. Dok je, s druge strane, u istim uvjetima bakalar imao veći SDA, dulji metabolički odgovor i manji maksimalni VO_2 (maksimalni aerobni kapacitet tj. maksimalna potrošnja kisika). U ovom istraživanju predloženo je da hipoksija snižava gornji prag aerobnog kapaciteta i time je i sama probava ograničena te zato dulje

traje. Kod guštera vrste *Tupinambis meriana*, tijekom probave štakora, dolazi do smanjenja koncentracije O_2 udahnutog zraka do ispod 10% i to stvara veliki rast u VO_2 .

Kod testiranja u inka saliniteta kod škampa (*Penaeus monodon*) nisu našli nikakvu razliku u SDA kada su ih hranili drugim škampima na tri različita saliniteta (5, 15 i 45‰). Kada su im dali komercijalnu hranu u obliku peleta, škampi koje su držali na 5‰ su imali puno veće u SDA od onih na 45‰. Kada su raka (*Cancer gracilis*) izložili nižem salinitetu (32-21‰), tri sata nakon hranjenja VO_2 je pao za 75%. Razina metabolizma ovih rakova se vratila tri sata kasnije na 21‰ i povećala se za 50%, kada su stavljeni u 100% morsku vodu (Secor 2008).

6. Mehanizmi termogenog u inka hrane

Znanstvenici su u prošlosti dijelili SDA na zasebne komponente. Tittlebach i Mattes (2002) opisali su dvije faze SDA:

- a) Cefalna faza – ona predstavlja energiju potrošenu zbog kognitivnih, olfaktornih i okusnih stimulacija hranjenja i na nju otpada 30-53% od cjelokupne SDA.
- b) Gastrointestinalna faza – uključuje energiju potrošenu na probavu, absorpciju, metabolizam i pohranu nutrijenata.

James (1992) je objasnio da SDA uključuje oblikovnu komponentu koja predstavlja trošak probave, absorpcije, asimilacije i sinteze proteina i masti, i fakultativnu komponentu koja predstavlja energiju potrošenu izvan oblikovne komponente, a koja se događa stimulacijom autonomnog živčanog sustava kada se unese hrana, i energije iz svojstvenog kruženja supstrata (npr. proteini).

Tandler i Beamish (1979) su razdvojili SDA na mehaničku SDA, koja predstavlja trošak hvatanja, žvakanja, gutanja i peristaltike, te biokemijsku SDA koja predstavlja troškove vezane sa aktivnim transportom nutrijenata, povećanjem u cirkulaciji krvi, katabolizmu asimiliranih nutrijenata i sintezi makromolekula (npr. proteini i urea).

Kao što vidimo, izvor SDA se ne može lako identificirati ili podijeliti. Ona predstavlja skup različitih procesa koji troše energiju i pojavljuju se sa probavom i asimilacijom hrane. Iz tog razloga ćemo objasniti procese/komponente tj. podijeliti ih na one koji se događaju prije prolaska nutrijenata (preabsorptivne) i one koje se događaju poslije (postabsorptivne) (Secor 2008).

6.1 Preabsorptivni procesi kod SDA

a) Hranjenje i gutanje

Sporno je spadaju li hranjenje i gutanje u dogamaje nakon hranjenja i stime doprinose li uopće SDA. Uključeni su u ovu raspravu, jer životinje mogu istovremeno žvakati, gutati i probavljati obrok, i zato što žvakanje, lučenje slin i gutanje troše energiju i preduvjet su probavi. Ue ini istraživanja SDA, mjerenja po inju nakon što je hrana progutana i ve je ušla u želudac. Zato se malo zna o energetsom trošku žvakanja i gutanja. U gmazova žvakanje i/ili gutanje malo doprinose SDA, otprilike ispod 4%. Za životinje koje više žva u (npr. preživa i ili morska krava) udio žvakanja i gutanja je ve i, otprilike više od 10% njihove SDA.

Iako nije napravljeno ni jedno istraživanje o prolasku hrane kroz jednjak, možemo pretpostaviti da je to zanemariv dio SDA, pogotovo za životinje sa kratkim jednjakom (npr. ribe, vodozemci, gušteri) (Secor 2008).

b) Želudana probava

Me u životinjama i njihovim širokim spektrom obroka, ima puno varijacija o stanju u kojem hrana dolazi u želudac. Unesena hrana se mora u želucu razgraditi u kašu prije nego što se dozvoli prijelaz u tanko crijevo, i zato postoje tolike varijacije u SDA. Zna i, hrana koja je dobro prožvakana manja je ili ima veliki udio teku ine pa se lakše i brže procesira u želucu nego potpuno intaktna hrana i/ili hrana koja je tvr a i teža za probaviti (hitinski egzoskelet ili kosti). Želudana probava hrane se postiže mehani kim i kemijskim mehanizmima. Mehani ke uključuju alterniraju a stezanja kružnih, longitudinalnih i dijagonalnih glatkih mišićavih vlakana koji miješaju hranu u želucu i time pove avaju izloženost hrane želudanim sokovima. Kemijski mehanizmi uključuju osloba anje H^+ i Cl^- iz želudanih oksintopeptičnih stanica (parijetalne st. kod sisavaca), gdje se Cl^- ion pumpa pomo u transportera H^+/K^+ ATP-aze u lumen gdje tvori HCl. U isto vrijeme, te stanice otpuštaju pepsinogen koji se, kad se izloži pH 4 ili manje, aktivira u proteoliti ki enzim pepsin.

Stoga, što je ve i, tvr i i intaktniji obrok, to se više pepsinogena i HCl mora proizvesti. Zato potencijalno može biti veliki utrošak energije za probavu velikog obroka kroz nekoliko dana kod nekih životinja (troši se 1 ATP za svaki prijelaz H^+ kroz H^+/K^+ ATP-azu, da bi se održala visoko kisela pH (pH 1-2) u želudanom lumenu) (Secor 2008).

Malo se radilo na doprinosu želu anih funkcija u SDA i mišljenja su podvojena oko udjela same probave u energiji SDA. Neki tvrde da taj udio ne postoji, ali se u odre enih životinja može o ekivati odre eni energetski trošak preabsorptivnih aktivnosti. To su preživa i, ptice koje koriste miši avu volju za mehani ku obradu hrane i životinje koje gutaju veliki i intaktan plijen kao što su zmije. U ovaca je utrošak preživanja (kontrakcije rumena/buraga, peristaltika jednjaka i žvakanje) otprilike 0,2-0,4% konzumirane energije, ili oko 2-4% SDA, a toplina proizvedena anaerobnom fermentacijom u rumenu je otprilike 13% njihove SDA (Secor 2008). Visoki utrošak energije probavljanja su u zmija pokazali na primjeru Burmanskog pitona, tako što su mu izravno u želudac davali homogeniziran obrok štakora, ili su mu davali izmješani teku i nutritivni obrok, ili su izravno u tanko crijevo stavljali homogeniziran obrok štakora i time smanjili SDA za otprilike 26,57 i 67% (za razliku od intaktnog obroka od štakora) (Secor 2003). Drugi su zaklju ili da je doprinos sekrecije želu ane kiseline SDA minimalan, jer kad se zmijama daje inhibitor sekrecije kiseline (omeprazol) on ne utje e zna ajnije na SDA. Ali autori su priznali da se sekrecija kiseline opet kasnije uspostavila, što je dozvolilo zmijama da potpuno probave obrok. Stoga možemo zaklju iti da želu ana probava u nekih životinja daje zna ajan doprinos SDA (Secor 2008).

c) Crijevna peristaltika i absorpcija

Aktivnosti crijeva koje troše energiju su peristaltika, proizvodnja i aktivnost enzima, produkcija i sekrecija regulatornih peptida, transmembranski transport nutrijenata, i bilo koja sinteza u crijevnim stanicama nakon transporta. Bez obzira na ove aktivnosti, pretpostavlja se da kod mnogih organizama crijeva ne doprinose mnogo, ako i uop e, sveukupnoj SDA.

Ali, za razliku od mnogih drugih istraživanja, kod herbivora je na eno da anaerobna fermentacija može biti zaslužna i do 50% SDA. Drugi su vidjeli pove anje potrošnje kisika od strane tankog crijeva kod ovaca kada se obrok pove ao dva puta, a 70% redukcije SDA koja je uslijedila nakon va enja 80% tankog crijeva u štakora i pove anje od 8 puta u cirkulaciji krvi u crijevu poslije hranjenja Burmanskog pitona.

Neovisno o crijevnoj funkciji je još jedan potencijalan izvor troška energije nakon hranjenja, a to je crijevna hipertrofija koja se javlja kod mnogih životinja nakon dugog stadija gladi/posta. Sa hranjenjem, tanko crijevo može se pove ati 2-3 puta, što je jednako energetskom utrošku sinteze novih stanica i/ili ve ih stanica (Secor 2008).

6.2 Postabsorptivni procesi kod SDA

a) Katabolizam supstrata

Kroz povijest, znanstvenici su na SDA gledali uglavnom kao na postabsorptivni fenomen. Taj zaključak dolazi od vidljivog nedostatka ikakvog rasta razine metabolizma kada su subjekti dobili hranu koja generira aktivnost probavila ali nema absorpcije nutrijenata (npr. hranjenje pasa sa kostima, ribe kaolinom, ljude agarom) i od činjenice da intravenozno davanje aminokiselina povećava metabolizma na razinu u jednakoj mjeri kao i oralno uzimanje tih istih aminokiselina. Mnoge stani ne aktivnosti su preduvjet za procesiranje i asimilaciju apsorbiranih molekula i uzimanje hrane potiče rast razine mnogih stani nih procesa. Od svih nutritivnih molekula, aminokiseline imaju najveći i utjecaj na postabsorptivnu SDA (Secor 2008).

Apsorbirane aminokiseline se moraju brzo ugraditi u nove proteine i/ili katabolizirati. Katabolizam aminokiselina uključuje više izvora proizvodnje topline, to su deaminacija aminokiselina, transaminacija amino grupa, oksidacija ili pretvorba u glukozu (glukoneogeneza), pretvorba ugljikovih ostataka u lipide (ketogeneza) te stvaranje i ekskrecija dušičnih ostataka. Istraživanja su pokazala da svaka aminokiselina ima jedinstvenu strukturu i time se generiraju karakteristične SDA kada se katabolizira. Vrijednosti variraju ne samo za vrstu aminokiselina nego i ovisno o vrsti životinje kojoj se daje ta aminokiselina i u što se pretvara (Secor 2008). Blaxter (1989) je izvjestio da toplina dobivena oksidacijom aminokiselina do ugljikovog dioksida, vode ili uree varira između 650 i 5000 kJ/mol. Primarni proizvođač uree i mjesto događanja katabolizma aminokiselina je jetra, što znači da je ona važan izvor SDA odgovora. Psi kojima su uklonjene jetre nisu imali nikakav SDA odgovor kada su im intravenozno dane aminokiseline alanin i glicin (Wilhelmj et al. 1928). Pretpostavlja se da je u riba utrošak energije kod proizvodnje i sekrecije amonijaka zanemariv, s obzirom da se amonijak ispušta u okolnu vodu.

b) Biosinteza tjelesnih komponenata

Apsorbirane aminokiseline, glukoza, molekule lipida koje nisu odmah katabolizirane, usmjerene su u putove sinteze koji zahtijevaju trošenje energije. Većinom se istraživao udio katabolizma aminokiselina i ostataka aminokiselina u SDA, ali se kasnije pažnja znanstvenika preusmjerila na sintezu proteina kao dominantni postabsorptivni izvor proizvodnje topline. Razine sinteza proteina se procjenjuju iz relativne ugradnje označenih aminokiselina fenilalanin i leucin u određena tkiva. Tim načinom se može

odrediti kompletan utrošak sinteze proteina i njen doprinos u SDA pomoću količine novosintetiziranih proteina i pretpostavke troška sinteze (Secor 2008).

Također se doprinos sinteze proteina u SDA može procijeniti davanjem cikloheksimida, inhibitora sinteze proteina, prije uzimanja hrane i praćenjem metaboličkog odgovora nakon hranjenja. Procjenjuje se da je pet molekula ATP-a potrebno da bi se aminokiselina uklopila u protein, jedna za transport i četiri molekule za stvaranje peptidne veze. Ako se pretpostavi da je svaka molekula potrošenog kisika povezana sa sintezom šest molekula ATP (~250 mmol ATP-a se proizvede po 1L potrošenog O₂) i da je za stvaranje jednog mola ATP potrebno 80 kJ energije, onda teoretski sinteza 1g proteina košta otprilike 3,5 kJ. Ovo je teoretski minimum za trošak sinteze proteina i kada se razina sinteze uspoređuje sa razinom metabolizma ili procjenjuje pomoću davanja cikloheksamida, ali procjene troška sinteze proteina su puno veće - oko 0,4-5,4 kJ/kJ sintetiziranih proteina. čak i kod neutralnog balansa energije, sinteza proteina košta između 11 i 20% od sveukupne potrošene energije, a sa hranjenjem taj trošak raste na 20-40% SDA. Kombinirano sa manjom potrošnjom za sintezu glikogena i lipida, trošak biosinteze (tj. trošak rasta) je dominantan doprinositelj SDA (Secor 2008).

7. SDA u energetske proračunu

Energetski proračuni ilustriraju balans između unesene hrane (EI), izdane energije u obliku fecesa (FE) i dušinih ostataka (UE), energije iskorištene u metabolizmu (SMR ili BMR, SDA, i razina aktivnosti metabolizma – AMR), energije potrošene na rast tijela, reprodukciju i spremišta masti.

$$EI = FE + UE + SMR + SDA + AMR + \text{rast} + \text{reprodukcija} + \text{mast}$$

Slijedeći ovu generalnu konstrukciju, energetski proračuni služe za sastavljanje tablica jačine protoka energije za jednog ili više pojedinaca u trajanju od jednog dana do jedne godine. Zbog varijacije među vrstama s obzirom na njen trošak koji je relativan naspram energije obroka, SDA ima slab do jako važan udio u individualnom energetske proračunu. Većina istraživanja o doprinosu SDA od strane energetske proračuna se radila na egzotermima (Secor 2008).

U akvakulturi, energetski proračuni su konstruirani tako da identificiraju komponente energetske gubitaka (feces ili SDA) koji se mogu reducirati tako da se promijeni sastav i veličina obroka i raspored hranjenja, i time

se omogu uje da se više unesene energije preusmjeri na somatski rast. Energetska istraživanja riba su pokazala da SDA iznosi 25-50% totalne potrošnje metabolizma (suma SMR, SDA i AMR) i jednaka je 9-20% unesene energije.

Za život u prirodi, energetske prora uni su napravljeni iz kombinacije laboratorijskih i terenskih istraživanja. U laboratoriju energija izgubljena kroz feces i mokra nu kiselinu se može procijeniti pomo u kalorimetrije, a neizravna kalorimetrija se može koristiti za mjerenje SMR/BMR, SDA i troška aktivnosti. Terenski podaci uklju uju opservacije uzete hrane i pregleda aktivnosti, mjere tjelesne temperature (važno za egzoterme), procjene terenskih metaboli kih razina (uklju uje SMR/BMR, SDA i AMR) koriste i tehnike dvostruko obilježene vode. Za endoterme, uklju ivanje SDA u energetske prora une se ve inom radilo na stoci (Secor 2008).

Hall (2006) je razvio ra unalni model za prou avanje regulacije tjelesnog sastava kod ljudi i podijelio je SDA na izdatke specifi ne za procesiranje proteina, ugljikohidrata i masti.

8. Taksonomski pregled SDA

8.1 Beskralješnjaci

Ve ina vrsta beskralješnjaka koje su znanstvenici prou avali su ili vodeni ili poluvodeni (semi-akvati ni), a mnogi od njih su morski. Gotovo pola njih su rakovi, a ve ina terestri kih prou avanih vrsta su kukci.

Za razliku od ostalhi prou avanih skupina, beskralješnjaci imaju najve u razliku u veli ini, tjelesnoj temp. i relativnoj veli ini obroka, što pokazuje raspon izmjerenih SDA od 0,00025-7,11kJ. Za ovu raznoliku skupinu hranjenje je potaknulo brz rast metabolizma koji je uglavnom imao maksimalni vrh izme u 2 i 3 puta ve i od razine prije hranjenja, a „factorial scope“ od maksimalnog vrha metabolizma nakon hranjenja ima srednju vrijednost od $2,45 \pm 0,12$. Za istraživanja u kojima su izra unate i SDA i energija obroka, SDA koeficijenti imaju srednju vrijednost $11,0 \pm 1,4\%$. Neovisno o tipu obroka i vanjskoj temperaturi, SDA beskralješnjaka se kao funkcija energije obroka linearno pove ava (Secor 2008).

8.2 Ribe

U prvoj polovici 20.st. istraživanja metabolizma riba su se uglavnom bavila utjecajem temperature i aktivnosti. Mnoga istraživanja SDA su se radila na vrstama koje su komercijalno važne (npr. losos, tuna) ili za rekreacijski ribolov (npr. grge) ili za akvakulturu (npr. pastrva, som). Istraživalo se utjecaje sastava obroka, veličine obroka, tjelesne temperature i gustoće. Glavni cilj tih istraživanja bio je određivanje optimalne veličine i sastava obroka, temperature vode, i/ili gustoće populacije riba koja minimalizira SDA i time povećava količinu apsorbirane energije namijenjene rastu. Za SDA riba je također važan i utjecaj brzine plivanja, gustoća populacije, frekvencija hranjenja i zasićenost vode kisikom. Rezultati istraživanja su podijeljeni i trebalo bi se puno više istražiti ove faktore. Mnoga istraživanja, posebno ona koja ispituju utjecaj sastava obroka, su za hranu koristile pelete u kojima se točno zna omjer i koncentracija proteina i lipida, dok su drugi koristili prirodnu hranu kao što su mekušci, rakovi i druge vrste ribe.

U riba, hranjenje stvara nagli skok razine metabolizma koji dosegne svoj maksimalni vrh 3-12 sati nakon hranjenja (ovisno o temperaturi tijela) i poslije toga se sporije vraća na osnovnu razinu. „Factorial scope“ maksimalnog vrha VO_2 nakon hranjenja je u prosjeku $2,36 \pm 0,07$. U svim istraživanjima duljina trajanja povišenog postprandijalnog metaboličkog odgovora jako varira (1,3-390h), većinom zbog razlika u veličini obroka (duljina trajanja se povećava sa veličinom obroka) i tjelesnoj temperaturi (duljina trajanja se smanjuje sa povećanjem temperature tijela). SDA riba također jako varira (0,006-1,901 kJ), zbog razlika u masi tijela i veličine obroka. SDA koeficijent je u prosjeku $15,6 \pm 0,7$, gdje su niski koeficijenti (<5%) došli iz istraživanja koja su koristila umjetno formuliranu hranu u obliku peleta, a visoki koeficijenti (>25%) dolaze iz onih istraživanja koja su koristila prirodnu hranu (riba, kozice). Neovisno o tipu hrane, SDA riba se povećava kao funkcija udjela energije hrane (Secor 2008).

8.3 Vodozemci

Samo nekoliko radova o SDA rađena je na vodozemcima, većinom bezrepcima i nešto malo na daždevnjacima. Vodozemci reagiraju na hranjenje brzim povećanjem razine metabolizma koja, nakon što dosegne maksimalni vrh, puno sporije pada na temeljnu razinu. U istraživanjima se uglavnom održava temperatura od 20 do 30°C i hranili su ih neonatalnim glodavcima ili zrikavcima, a veličina njihovog obroka je bila 5,10 ili 15% tjelesne mase životinje.

„Factorial scope“ maksimalnog VO_2 nakon hranjenja je u prosjeku $3,43 \pm 0,18$ i varira sa veli inom obroka (ve i obrok generira ve i masimalni vrh). SDA tako er varira sa veli inom obroka i tijela, ali i sa tipom obroka (meki ili tvrdi plijen) i sa tjelesnom temperaturom. SDA se pove ava kao funkcija energije obroka, a SDA koeficijent ima srednju vrijednost od $23,3 \pm 1,1\%$ (Secor 2008).

8.4 Gmazovi

Sredinom 1990-tih godina se dogodio veliki skok u istraživanjima SDA odgovora u gmazova. Prije 1997.g. objavljeno je samo 15 radova, a danas imamo radove na etiri vrste krokodila, osam vrsta kornja a, 16 vrsta guštera i 30 vrsta zmija.

Kod ve ine istraživanja temperatura se održava između 25 i 30°C , a hrana je uglavnom prirodni plijen životinja (kukci za manje kornja e i guštere, glodavci za ve e guštere i zmije, ribe za kornja e, krokodile i morske zmije). Iako obroci za gmazove variraju od 1,25 do 100% mase tijela, ve ina obroka za kornja e, guštere i krokodile su manji od 10%, a kod zmija su od 20 do 30% njihove tjelesne mase.

„Factorial scope“ maksimalnog vrha postprandijalnog metabolizma ima srednju vrijednost od $1,90 \pm 0,12$ za kornja e, $2,17 \pm 0,22$ za krokodile, $3,17 \pm 0,44$ za gmazove i $7,87 \pm 0,63$ za zmije. Do tako velike vrijednosti kod zmija dolazi zbog njihovog niskog SMR i zbog velikih obroka. Jaki odgovor metabolizma nakon hranjenja u zmija uzrokuje pove anje tjelesne temperature i kože od 1 do 4°C . Duljina trajanja odgovora je u prosjeku tri dana za krokodile, guštere i kornja e i šest dana za zmije. Za gmazove hranjenje uzrokuje karakteristi an brz rast izmjene plinova i metabolizma koji do e do maksimalnog vrha nakon 1-2 dana nakon hranjenja i onda se polako vra a do osnovne razine. Kao i kod drugih svojti, SDA gmazova raste sa energijom obroka, tj. sa veli inom. SDA koeficijent za prirodnu hranu je u prosjeku $17,6 \pm 2,9\%$ za krokodile, $17,9 \pm 1,3\%$ za kornja e, $17,1 \pm 1,9\%$ za guštere, $20,9 \pm 0,7\%$ za zmije, a op enito za gmazove je u prosjeku $20,0 \pm 0,6\%$ (Secor 2008).

8.5 Ptice

Istraživanja o SDA ra ena na pticama mogu se podijeliti na one ra ene na doma im vrstama (kokoši, purani) i na divljim vrstama. Bez obzira na vrstu, sve ptice dožive pove anje razine metabolizma nakon hranjenja, koje do e do maksimalnog vrha unutar 2h nakon unosa hrane i vrati se na osnovnu razinu obi no unutar 12h. Istraživanja na pticama se jako razlikuju u temperaturi na kojoj su držali životinje ($7-38^\circ\text{C}$), u tipu hrane

(peleti ili prirodna hrana tj. sjemenke, kukci riba i glodavci) i u veli ini obroka (od 1-26% tjelesne mase životinja).

U prosjeku, hranjenje uzrokuje porast metabolizma od $45 \pm 5\%$.

Istraživanja na kokošima su ispitivala razne imbenike koji utječu na SDA, a posebno su istraživani utjecaji veli ine obroka i sastav hrane. U istraživanjima divljih životinja posebno se istražuje utjecaj vanjske temperature na SDA. SDA ptica je, kao i u drugih vrsta, ovisan o tjelesnoj masi i veli ini obroka, a poveava se sa poveanjem energije obroka. SDA koeficijent je u prosjeku $9,8 \pm 0,9\%$ (Secor 2008).

8.6 Sisavci

Istraživanja na sisavcima (osim ljudi) se jako razlikuju, pogotovo u veli ini i težini životinje (npr. rove od 35g pa sve do muflona od 150kg), a hrana koja je korištena uključuje umjetno formulirane kombinacije nutrijenata pa sve do razne prirodne hrane. Obroci su težili uglavnom manje od 10% tjelesne mase životinja. Bez obzira na tip hrane i veli inu obroka, sisavci reagiraju vrlo karakterističnim rastom razine metabolizma od 25-50%. „Factorial scope“ postprandijalnog metabolizma je u prosjeku bio $1,37 \pm 0,02$. Trajanje odgovora metabolizma je jako variralo, od dva sata za psa koji je dobio otopinu glukoze, do 60-70 sati za stoku koja se hranila sijenom. Raspon SDA u sisavcima je od 32 000 puta, što je uglavnom posljedica velikog raspona u masi tijela životinja. Veli ina tijela i obroka su jako važni imbenici SDA kod sisavaca i objašnjavaju oko 90% varijacija SDA, a SDA koeficijent je u prosjeku $9,9 \pm 1,0\%$ (Secor 2008).

8.7 Ljudi

Najranija i najopširnija istraživanja SDA su raena na ljudima. U prvoj polovici 20.st. pažnja je bila usmjerena na utjecaj sastava hrane na SDA. Od tada su istraživanja usmjerena na utjecaj tjele vježbe i sastav tijela na pojedinci koji su „više u inkoviti“ nakon hranjenja, generiraju nižu SDA, također i više unešene energije pohranjuju u tijelo te su time predodre eni da postanu pretili. Tako er se smatra da tjele vježba poslije obroka poveava SDA odgovor više od sume VO_2 tijekom vježbanja i posta, i VO_2 nakon hranjenja u miruju em stanju. Dok mnoga istraživanja pokazuju da tjele vježba dodatno potie SDA, u velikom broju njih nije na eno da je ljudski VO_2 tijekom vježbanja rezultat zajedni kog utjecaja vježbanja i probave. Istraživali su se i utjecaji atletskog treniranja, trudno e, menstrualnog ciklusa, stresa i dobi na SDA. Profesionalni sportaši imaju ili puno višu SDA ili puno nižu od prosjeka, a izme u trudnica i žena koje nisu trudne nema nikakve razlike u SDA. Istraživanja

su pokazala povišenu, sniženu ili normalnu SDA za vrijeme faze prije ovulacije i poslije ovulacije u menstrualnom ciklusu. Također se istraživao utjecaj psihološkog stresa na SDA, gdje je SDA bila povišena za vrijeme gledanja filmova strave, za razliku kad su gledali romantični obiteljski film. U nekim je istraživanjima nađeno da neukusni obrok, za razliku od ukusnog, snižava SDA, ali u većini nisu našli nikakvu povezanost okusa sa odgovorom metabolizma. U žena normalne težine i kod pretilih, nepoznata hrana je uzrokovala 19% veći SDA, za razliku od poznate.

Većina istraživanja ljudske SDA prate standardni protokol koji uključuje mjerenje RMR koji se uzima ujutro nakon nekonzumiranja hrane preko noći, i kada se pojede samo jedan obrok. Mjeri se i VO_2 u intervalima od 3-6 sati dok se vanjska temperatura održava od 22-25%. Hrana je ili normalan mješani obrok ili posebno napravljena ili kupljena tekuća mješavina raznih nutrijenata. Uglavnom su obroci od 0,5-1,5% tjelesne mase osobe i imaju od 1,200-8000 kJ energije.

Za razliku od drugih organizama, ljudi imaju dosta slab metabolički odgovor nakon hranjenja, i on uglavnom naraste za $25 \pm 1\%$ iznad normalne razine (kod studija koje daju samo jedan obrok), a odgovor traje od 3-6 sati. SDA se kod ljudi povećava sa energijom hrane i SDA koeficijent ima srednju vrijednost $7,2 \pm 0,4\%$.

Alternativna metoda za mjerenje ljudske SDA se radi tako da se kontinuirano promatra izmjenu plinova pojedinca u respirometrijskoj komori koja je veličine sobe. Tave komore imaju krevet, stolicu, televiziju i kupaonicu, i time osoba ima skoro normalnu dnevnu aktivnost (bez napornih aktivnosti). SDA se mjeri nakon doručka, ručka i večere i dobiva se iz svakog povećanja izmjene plinova iznad BMR do osoba ne radi nikakve aktivnosti. Ovakva istraživanja pokazuju da SDA uzima veću postotak energije unesene hrane, za razliku od istraživanja sa samo jednim obrokom, a SDA je u prosjeku $13,1 \pm 1,6\%$ od dnevno unesene energije. Pretpostavlja se da istraživanja sa komorom pokazuju veću SDA i SDA koeficijent, jer koriste nižu osnovnu razinu metabolizma koja se mjeri dok osoba spava, i s time se izmjeri cijeli odgovor postprandijalnog metabolizma. Također se misli da studije sa jednim obrokom prestanu mjeriti razinu metabolizma prerano, tj. prije nego što se vrijednost potpuno vrati na osnovnu razinu (Secor 2008).

9. Zaključak

Istraživanje metaboličkog odgovora nakon hranjenja će i dalje plijeniti pozornost brojnih biologa, nutricionista i drugih stručnjaka. U zadnja dva stoljeća su izdani brojni radovi sa puno podataka i teorija o SDA, ali iako i sa svim tim informacijama još se uvijek može puno istraživati i naučiti o ovom metaboličkom fenomenu.

SDA proizlazi iz više fizioloških procesa koji rezultiraju probavljanjem i asimilacijom obroka. Dok se većina istraživanja usredotočila na proizvodnju topline, izmjenu plinova i utjecaj probavnog sustava, sve smo svjesniji uloge drugih sustava organa koji obavljaju važne funkcije tokom probave (dišni i kardiovaskularni sustav) (Secor 2008).

10. Literatura

- Blaxter K. L., 1989. Energy metabolism in animals and man. Cambridge university press, Cambridge
- Hall K. D., 2006. Computational model in vivo human energy metabolism during semistarvation and refeeding. Cell: 291
- James W. P. T., 1992. From SDA to DIT to TEF. In: Kinney J.M., Tucker H. N. (eds) Energy metabolism: tissue determinants and cellular corollaries. pp 163-186
- Lusk G., 1912a Metabolism after the ingestion of dextrose and fat, including the behaviour of water, urea, and sodium chloride solutions. Cell: 13
- Lusk G., 1912b The influence of mixtures of food-stuffs upon metabolism. Cell: 13
- Lusk G., 1912c The influence of the ingestion of amino-acids upon metabolism. Cell: 13
- Moyes C. D., Schulte P. M., 2006. Principles of animal physiology. Pearson Education Inc.
- Rhoades R., Pflanzer R., 1996. Human physiology. Saunders College Publishing,
- Rosen D. A. S., Trites A. W., 2003. No evidence for bioenergetic interaction between digestion and thermoregulation in Stellar sea lions *Eumetopias jubatus*. Cell: 76
- Rubner M., 1902 Die Gesetze des Energieverbrauchs bei der Ernährung. Franz Deuticke, Leipzig
- Secor S. M., 2008. Specific dynamic action: a review of the postprandial metabolic response. Cell: 179
- Secor S. M., Boehm M., 2006. Specific dynamic action of ambystomatic salamanders and the effect of meal size, meal type, and body temperature. Cell: 79
- Secor S. M., 2003. Gastric function and its contribution to the postprandial metabolic response of the Burmese python, *Python molurus*. Cell: 206

- Tandler A., Beamish F. W. H., 1979. Mechanical and biochemical components of apparent specific dynamic action in largemouth bass, *Micropterus salmoides lacepede*. Cell: 14
- Wilhelmj C. M., Bollman J.L., Mann F.C., 1928. Studies on the physiology of the liver XVII. The effect of removal of the liver on the specific dynamic action of amino acids administered intravenously. Cell: 87
- Wilson R.P., Culik B. M., 1991. The cost of a hot meal: facultative specific dynamic action may ensure temperature homeostasis in post-digestive endotherms. Cell: 100A

11. Sažetak

SDA ili termogeni u inak hrane je metaboli ki odgovor uslijed probave i asimilacije hrane. Ona je definirana kao sva potrošena energija (tj. sva proizvedena toplina) koja se doga a radi uzimanja, probave, apsorpcije i asimilacije hrane. SDA najviše ovisi o veli ini i tipu hrane, a pove a se zajedno sa energijom obroka. Toplina se proizvodi kao nusproizvod katabolizma hrane. Katabolizmom sloboda energija u tijelu se može pretvoriti u tri oblika: energiju za kemijsku pohranu, energiju za vanjski rad i metaboli ku toplinu. Glavni izvor pove anja topline tijela je jetra i njen metabolizam.

Kod mjerenja i izra unavanja SDA kod egzoterma, prvo treba ustanoviti SMR („standard metabolic rate“), što je minimalna metaboli ka razina jedinke nakon apsorpcije hrane u mirovanju u svom neaktivnom periodu. BMR („basal metabolic rate“) se uzima za endoterme, i ona je minimalna razina metabolizma inaktivne jedinke nakon apsorpcije koja je u svojoj termoneutralnoj zoni u neativnom periodu. Mnoge životinje ne e ostati neaktivne nakon hranjenja, što otežava mjerenje temeljne razine. Razina metabolizma je mjera sveukupne energije koje tijelo iskoristi u jedinici vremena. Osoba koja miruje i nalazi se u svojoj termoneutralnoj zoni skoro svu energiju pretvara u toplinu, a tjelesna temperatura se održava tako da se jednaka koli ina topline otpusti kao što se i proizvede.

SDA se mjeri izravnom ili neizravnom kalorimetrijom. Izravna kalorimetrija je skuplja i nespretnija, a mjeri potrošnju energije iz koli ine topline koju jedinka proizvede u izoliranoj komori (kalorimetar). Neizravna kalorimetrija je jeftnija i samo malo manje to na od izravne, a mjeri potrošenu energiju mjerenjem izmjene plinova u jedinici vremena. SDA se ra una iz zbroja potrošenog O₂ ili proizvedenog CO₂, iznad crte osnovnog metabolizma i pretvorenog u energiju.

Mnoge stvari utje u na SDA, ali najbitniji imbenici su kompozicija obroka, tip obroka, veli ina obroka, temperatura obroka, veli ina i sastav tijela, temperatura okoline, koncentracija plinova, salinitet, spol i dob. Uz te imbenike postoje i druge stvari koje utje u na SDA, a to su preabsorptivni i postabsorptivni procesi. Preabsorptivni procesi su hranjenje, gutanje, želu ana probava, crijevna peristaltika i apsorpcija. Postabsorptivni procesi su katabolizam supstrata i biosinteza tjelesnih komponenata. Danas imamo puno radova o termogenom u inku hrane, ali još mnogo toga nije dovoljno istraženo i mišljenja mnogih znanstvenika su

podvojena oko toga koji imbenik najviše utječe na SDA i utječe li uopće na razinu metabolizma.

12. Summary

SDA or thermogenic effect of food is a metabolic response to digestion and assimilation of a meal. SDA is defined as all energy that has been spent (or heat produced) due to ingestion, digestion, absorption and assimilation of food. SDA mostly depends on size and type of food consumed, and it increases with meal energy. Heat is produced as a byproduct of food catabolism. The energy released by catabolism inside the body can be converted to 3 other forms: energy for chemical storage, energy for external work, and metabolic heat. The main source of increased body heat is the liver and its metabolism.

When you are measuring and calculating SDA for ectotherms, first you need to establish SMR („standard metabolic rate“) which is the minimum metabolic rate of an individual after absorption of food during rest in their inactive period. BMR („basal metabolic rate“) is measured for endotherms, and is the minimal metabolic rate of an inactive individual, in its thermoneutral zone and in its inactive period, after absorption. Metabolic rates are a measurement of all energy that a body spends in a known period of time. An individual that is in rest and is in its thermoneutral zone, converts almost all of its energy to heat. Body temperature is maintained by releasing an amount of heat into the environment that is the same amount produced.

SDA is measured by direct and indirect calorimetry. Direct calorimetry is more expensive and can be difficult to perform. It measures the amount of heat that an individual releases inside an isolated chamber (calorimeter). Indirect calorimetry measures the amount of energy spent from the amount of gas exchange inside a known period of time. SDA is calculated from a sum of spent O_2 or produced CO_2 , above the baseline and converted into energy (calories, Watt, Jull). Most common measured parameters are SMR or BMR, peak metabolism, factorial scope, response duration time, SDA and SDA coefficient.

A lot of factors influence SDA, but the most important are meal composition, meal type, meal size, meal temperature, body size, body composition, sex, age, ambient temperature, gas concentrations and salinity. Except these factors there are others that influence SDA, and those are preabsorptive and postabsorptive processes. Preabsorptive processes are eating, swallowing, gastric breakdown, intestinal peristalsis

and absorption. Postabsorptive processes are substrate catabolism and biosynthesis of body constituents. Today we have a lot of published papers about thermogenic effect of food, but there is still a lot that is insufficiently explored and there are many different opinions among scientists as to what factors influence SDA the most and do these factors have any impact whatsoever on metabolic rates.