

Termogeni učinak hrane

Krajnović, Marija

Undergraduate thesis / Završni rad

2014

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://urn.nsk.hr/um:nbn:hr:217:454837>

Rights / Prava: [In copyright/Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-04-26**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



SVEU ILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO-MATEMATI KI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

TERMOGENI U INAK 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 mjerena.....	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 energetskom 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 metabolizmi odgovor organizma koji se događa uslijed probave hrane. Najčešći engleski naziv je "specific dynamic action" ili "SDA", tj. "termogeni u inak hrane". SDA ili termogeni u inak 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 u inak hrane istraživalo na mnogim beskralješnjacima i kralješnjacima. 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, pačak i do 687% kod zmija.

Postoje mnogi imbenici koji utječu na jačinu i duljinu trajanja metabolizma kog odgovora ili SDA, a to su na primjer vrsta, veličina, sastav, temperatura hrane, veličina i sastav tijela organizma i više vanjskih imbenika 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 metabolizmi od manjih, mekših i fragmentiranih obroka. SDA jako varira i ovisi o individualnoj probavi organizma prije i poslije absorpcije.

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

3. SDA ili termogeni u inak hrane

Kao što smo ve rekli, termogeni u inak hrane je obligatori metaboli ki odgovor uslijed probave i asimilacije hrane. On je definiran kao sva energija potrošena (ili sva proizvedena toplina) koja se doga a zbog uzimanja, probave, absorpcije i asimilacije hrane (Secor 2008.).

Toplina se stalno proizvodi u tijelu kao nusprodukt katabolizma hrane. Ta oslobo ena energija se u tijelu može pretvoriti u tri oblika: energija za kemijsku pohranu, energiju za vanjski rad i u metaboli ku toplinu. (Rhoades i Pflanzer 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 fesesu. Od te „probavljene energije” samo je dio koji se može metabolizirati, a ostatak nutrijenata se izgubi izlu ivanjem mokra e. Ve ina 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 koli ina energije iz hrane koja je pretvorena po jedinici vremena od strane jedinke (Rhoades i Pflanzer 1996).

Razina metabolizma osobe u mirovanju se pove ava nakon uzimanja hrane i ostaje povišena nekoliko sati. Pove ana proizvodnja topline koja je rezultat probavljanja hrane zove se SDA ili termogeni u inak hrane. Obrok koji sadrži ve e koli ine ugljikohidrata i masti pove ava razinu metabolizma za samo 4%. A obrok koji sadrži ve e koli ine proteina može povisiti razinu metabolizma ak i do 30%. Glavni izvor pove anja topline tijela je jetra i njen metabolizam. Tu injenicu podupire opažanje da se razina metabolizma kod pasa pove a kada se intravenski daju

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

Svaki faktor koji poveava ili smanjuje oslobođenu energiju iz hrane tako će utjeći i na razinu metabolizma. Fizička aktivnost najjače utjeće na povećanje tjelesne temperature i prema tome ima jaki utjecaj i na razinu metabolizma. Aktivnost mišića troši kemijsku energiju, koja je kod sportaša u mirovanju oko 1500 do 1700 kilokalorija, a ako mu se poveća aktivnost može trošiti i do 20 puta više u samo par minuta. Ako se toplina nebi gubila tokom intenzivne tjelovježbe, kolika bi topline koja bi se proizvela bila bila da podigne tjelesnu temperaturu i do 4°C po satu i rezultirala bi smrć u te osobe (Rhoades i Pflanzer 1996).

Sve stvari koje, biokemijske i enzimatske reakcije su ovisne o temperaturi. Regulacija tjelesne temperature kod ljudi blizu gornje granice tolerancije dozvoljava održavanje optimalnih stanja normalnih funkcija. Ako se stanje na temperaturu spusti za 10°C , njene reakcije će se smanjiti za otprilike 2,5 puta. Ljudska metabolička aktivnost će 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 brži metabolizam, koji omogućuje jakе fiziološke aktivnosti kao što je tjelovježba. Tako će se morati 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 Pflanzer 1996).

4. Metode mjerena

Sva istraživanja termogenog u inka hrane ili SDA su se uglavnom držala sli nih 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 egzotermi 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 Pflanzer 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 Pflanzer 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 mjerena, jako je skupa, nezgrapna i dugo traje. Stoga se koristi samo u istraživa ke svrhe ili da se potvrde rezultati neke jeftinije i praktične nije metode (Rhoades i Pflanzer 1996).

4.2 Neizravna kalorimetrija

Neizravna kalorimetrija dobiva koliko inu potrošene energije iz mjerena izmjene respiratornih plinova u jedinici vremena, tj. od razine potrošnje kisika i/ili proizvodnje uglji nog dioksida, i pomo u pretpostavki o supstratu koji se metabolizira tj. probavlja (Secor 2008). Ova metoda se temelji na injenici da 95-100% dostupne energije tijela dolazi iz reakcija na stani noj razini sa kisikom. Stoga se razina metabolizma može to no procijeniti iz potrošnje kisika. Istraživanja koja su koristila i izravnuu 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 mjerjenje potrošnje kisika koji se zove respirometar, i o energetskom ekvivalentu kisika koji je koliko ina energije oslobođena kada tijelo potroši 1L kisika da bi proizvelo metaboličku energiju(Rhoades i Pflanzer 1996).

Kada se dobije temeljna vrijednost, životinja se hrani prirodnim ili sa umjetnom hranom (gdje se znaju to ni omjeri nutrijenata) do sitosti ili joj se daje određeni postotak njene težine u hrani. Nakon hranjenja se mjeri razine metabolizma ili kontinuirano ili u određenim intervalima, da bi se mogao to no 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 metabolizma razina (BMR ili SMR)
- maksimalni vrh metabolizma
- „scope“ - maksimalna vrijednost podijeljena sa osnovnim metabolizmom
- vrijeme do maksimalne vrijednosti
- trajanje metabolizma kog 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 uglji nog dioksida, iznad crte osnovnog metabolizma i pretvorenog u energiju. Ako se mjerena metabolizma skrate prije nego što se razine vrati na osnovne vrijednosti, izračunata SDA bit će premala, ta se greška esti događa u mjerenu 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 nepotvrde pretpostavke da je odnos između SDA i konzumirane energije izometrijski, i da različiti tipovi obroka ne imaju jednak odnos utroška mase prilikom probave te ne imaju isti energetski sadržaj (Secor 2008).

5. Imbenici koji utječu na termogeničnost inakrane

Jakina i trajanje metabolizma nakon hranjenja ovisi o osobinama obroka (sastav, tip, veličina i temperatura), značajkama životinja (veličina i sastav tijela, spol i doba) 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 metabolizam odgovora poslijepodne hranjenja pasa, 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 razlike obroke, od otopine jedne aminokiseline, šećera ili masti, do kombinacije nutrijenata i netaknutih komada mesa.

Mnogi drugi su se bavili slijedećim istraživanjima, a poticaj tome bila je pretpostavka da balansiraniji obrok (daje više potrebnih nutrijenata) potiče manju SDA, a veća je „net-energy“ tj. energija za održavanje, rast i reprodukciju. Od vremena Rubnera do danas je konsensus da proteinski obroci generiraju veću SDA tj. metabolizam odgovoran nego obroci sa više ugljikohidrata ili masti. Ovo se pokazalo točno za ribe, vodozemce, gmazove, ptice i sisavce. Također se pokazalo da se SDA povećava sa relativnom kolicinom 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, nije bilo utjecala akcija povećanja 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 akcija

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 ina tijela životinje i veli ina 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 pljen 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 probavljaо pljen 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 ina 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 izme u veli ina 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 ina 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 pljen 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 jake razlike od 2,0, i s time podupire predviđanje da dvostruko povećanje veličine obroka tako će dva puta povećati SDA. To pravilo povećanja SDA takođe vrijedi i za povećanje u metabolizmu 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 uključeni temperature hrane jako su vidljivi u endotermi koji žive u hladnjim 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 temperature 37,5°C dali 300g kozica temperature 0°C. To je četiri puta povećalo potrošnju kisika, a topli obrok kozica (37°C) nije prouzrokovalo znatan 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) uobičajili 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 uključene temperature obroka kada je ona znatno različita od tjelesne temperature.

5.5 Veličina tijela

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

mijenja, a ponekad se poveava 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 može izražavati kao funkcija površine tijela ($\text{Cal}/\text{m}^2/\text{h}$). Kada se proizvodnja topline izrazi na ovaj način, odrasle osobe razlike u veličini tijela imaju sličnu razinu metabolizma. To je zato što se metabolizam gubi na površini tijela i zato što se jednaka količina topline koja se izgubila mora i proizvesti da bi se održala temperaturna homeostaza i konstantna temperatura tijela (Rhoades i Pflanzer 1996).

Iako se utjecaj mase tijela na bazalni metabolizam puno više istraživalo 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 tako 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 nije bilo razlike, jedan mršaviji (hrt), a drugi deblji (mješanac mastifa), obrok od 200g goveđeg srca stvorio je veći 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 nasilje enog 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 simpatičnog sistema kog živčanog sustava nakon hranjenja i time i smanjeni fakultativni metabolizam koji odgovara i otpornost na inzulin. Ima 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 iako ne razdvajaju podatke o SDA na ženke i mužjake. Među jako malo istraživanja koje isti u spol životinja, rezultati su podvojeni; kod nekih ima razlika u SDA mužjaka i ženki a kod nekih nema.

Iako istraživanja na ljudima redovito isti u 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 takođe pada s povremenjem 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 razlike u fizičkoj aktivnosti. U jedinom istraživanju namenjenoj 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 je 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 jednak broj istraživanja na drugim vrstama pokazuje promijene u SDA zbog varijacija temperature tijela, a kod nekih se SDA poveća i smanjila povećanje 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 bio ujedio da se za 50% poveala proizvodnja topline psa kojeg je hranovali mesom na 30°C, a nije bio nikakav porast kada su ga hranišli na 7°C. Ova pojava bi reducirala termoregulatorne troškove i dozvolila sa uvanom energijom da se koristi za druge funkcije (aktivnost, rast, reprodukcija). Ta tzv. adaptivna termalna supstitucija je korisna za endoterme koji žive u hladnjim podnebljima, kao mehanizam štednje energije. Rubner je svoju teoriju nazvao „kompenzacijnska 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 slučajevi 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 različita 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. Takođe 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 PO₂ (parcijalnog tlaka kisika) ozbiljno utječe na SDA odgovor i u kopnenih i vodenih organizama. Kada su rakovi vrste *Carcinus maenas* stavljeni u hipoksičnu vodu, tako se smanjuje SDA, ali to može biti posljedica istovremene redukcije u sintezi proteina. Dok je, s druge strane, u istim uvjetima bakalar imao veći SDA, dulji metabolizam odgovor i manji maksimalni VO₂ (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 merianae*, tijekom probave štakora, dolazi do smanjenja koncentracije O₂ udahnutog zraka do ispod 10% i to stvara veliki rast u VO₂.

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 veću SDA od onih na 45%. Kada su raka (*Cancer gracilis*) izložili nižem salinitetu (32-21%), tri sata nakon hranjenja VO₂ 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) Cefalična faza – ona predstavlja energiju potrošenu zbog kognitivnih, olfaktornih i okusnih stimulacija hranjenja i na nju otpada 30-53% od cijelokupne SDA.
- b) Gastrointestinalna faza – uključuje energiju potrošenu na probavu, absorpciju, metabolizam i pohranu nutrijenata.

James (1992) je objasnio da SDA uključuje obligatornu komponentu koja predstavlja trošak probave, absorpcije, asimilacije i sinteze proteina i masti, i fakultativnu komponentu koja predstavlja energiju potrošenu izvan obligatorne komponente, a koja se događa u 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 cirulaciji 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 razlogaemo 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 doga aje nakon hranjenja i s time doprinose li uop e SDA. Uklju eni su u ovu raspravu, jer životinje mogu istovremeno žvakati, gutati i probavljati obrok, i zato što žvakanje, lu enje sline i gutanje troše energiju i preduvjet su probavi. U ee ini istraživanja SDA, mjerena po inju nakon što je hrana proglutana i ve je ušla u želudac. Zato se malo zna o energetskom trošku žvakanja i gutanja. U gmazova žvakanje i/ili gutanje malo doprinose SDA, otprilike ispod 4%. Za životinje koje više žva u (npr. preziva 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) Želu ana 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). Želu ana probava hrane se postiže mehani kim i kemijskim mehanizmima. Mehani ke uklju uju alterniraju a stezanja kružnih, longitudinalnih i dijagonalnih glatkih miši avih vlakana koji miješaju hranu u želucu i time pove avaju izloženost hrane želu anim sokovima. Kemijski mehanizmi uklju uju osloba anje H^+ i Cl^- iz želu anih oksintopepti nih 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 želu anom 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 preziva 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 ana kiseline SDA minimalan, jer kad se zmijama daje inhibitor sekrecije kiselina (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 jednak 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, ljudi agarom) i od injenice da intravenozno davanje aminokiselina povećava metaboličku 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 stanih nih procesa. Od svih nutritivnih molekula, aminokiseline imaju najveći 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 dušićnih ostataka. Istraživanja su pokazala da svaka aminokiselina ima jedinstvenu strukturu i time će generirati karakteristične SDA kada se katabolizira. Vrijednosti variraju ne samo za vrstu aminokiselina nego i ovise 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 ugljičnog dioksida, vode ili uree varira između 650 i 5000 kJ/mol. Primarni proizvod 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 (Wilhelm 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 puteve sinteze koji zahtijevaju trošenje energije. Većinom se istraživalo 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 procijenjuju 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 pomo u koli ine novosintetiziranih proteina i pretpostavke troška sinteze (Secor 2008).

Tako er se doprinos sinteze proteina u SDA može procijeniti davanjem cikloheksimida, inhibitora sinteze proteina, prije uzimanja hrane i pravljnjem metabolita kog odgovora nakon hranjenja. Procjenjuje se da je pet molekula ATP-a potrebno da bi se aminokiselina uklopila u protein, jedna za transport i ostala 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 uspore uje sa razinom metabolizma ili procijenjuje pomo u davanja cikloheksamida, ali procjene troška sinteze proteina su puno veće - oko 0,4-5,4 kJ/kJ sintetiziranih proteina. Iako 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 energetskom proračunu

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

$$EI = FE + UE + SMR + SDA + AMR + rast + reprodukcija + mast$$

Slijedeći ovu generalnu konstrukciju, energetski proračuni služe za sastavljanje tablica za izračun 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 jake udio u individualnom energetskom proračunu. Većina istraživanja o doprinosu SDA od strane energetskih proračuna se radila na egzotermima (Secor 2008).

U akvakulturi, energetski proračuni su konstruirani tako da identificiraju komponente energetskih 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, energetski 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 mjerjenje 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 raunalni model za prouavanje 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 prouvali su ili vodeni ili poluvodenici (semi-akvati ni), a mnogi od njih su morski. Gotovo pola njih su rakovi, a ve ina terestri kih prouavanih vrsta su kukci.

Za razliku od ostalhi prouavanih skupina, beskralješnjaci imaju najve u razliku u velini, tjelesnoj temp. i relativnoj velini obroka, što pokazuje raspon izmjerениh 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 izraunate 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 poveava (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, veli ina obroka, tjelesne temperature i gusto e. Glavni cilj tih istraživanja bio je odre ivanje optimalne veli ina i sastava obroka, temperature vode, i/ili gusto e populacije riba koja minimalizira SDA i time pove ava koli inu apsorbirane energije namijenjene rastu. Za SDA riba je tao er važan i utjecaj brzine plivanja, gusto a populacije, frekvencija hranjenja i zasi enost 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 to no 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 vra a 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 metaboli kog odgovora jako varira (1,3-390h), ve inom zbog razlika u veli ini obroka (duljina trajanja se pove ava sa veli inom obroka) i tjelesnoj temperaturi (duljina trajanja se smanjuje sa pove anjem temperature tijela). SDA riba tako er jako varira (0,006-1,901 kJ), zbog razlika u masi tijela i veli in 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 pove ava kao funkcija ed energije hrane (Secor 2008).

8.3 Vodozemci

Samo nekoliko radova o SDA ra ena je na vodozemcima, ve inom bezrepcima i nešto malo na daždevnjacima. Vodozemci reagiraju na hranjenje brzim pove anjem 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 veli ina njihovog obroka je bila 5,10 ili 15% tjelesne mase životinje.

„Factorial scope“ maksimalnog VO₂ nakon hranjenja je u prosjeku $3,43 \pm 0,18$ i varira sa veličinom obroka (veći obrok generira veći maksimalni vrh). SDA takođe varira sa veličinom obroka i tijela, ali i sa tipom obroka (meki ili tvrdi plijen) i sa tjelesnom temperaturom. SDA se povećava 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 peti vrste krokodila, osam vrsta kornjača, 16 vrsta guštera i 30 vrsta zmija.

Kod većine istraživanja temperatura se održava između 25 i 30°C, a hrana je uglavnom prirodni plijen životinja (kukci za manje kornjače i guštere, glodavci za veće guštere i zmije, ribe za kornjače, krokodile i morske zmije). Iako obroci za gmazove variraju od 1,25 do 100% mase tijela, većina obroka za kornjače, 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 kornjače, $2,17 \pm 0,22$ 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 povećanje tjelesne temperature i kože od 1 do 4°C. Duljina trajanja odgovora je u prosjeku tri dana za krokodile, guštere i kornjače i šest dana za zmije. Za gmazove hranjenje uzrokuje karakterističan brz rast izmjene plinova i metabolizma koji doveđe do maksimalnog vrha nakon 1-2 dana nakon hranjenja i onda se polako vraća do osnovne razine. Kao i kod drugih svojstava, SDA gmazova raste sa energijom obroka, tj. sa veličinom. SDA koeficijent za prirodnu hranu je u prosjeku $17,6 \pm 2,9\%$ za krokodile, $17,9 \pm 1,3\%$ za kornjače, $17,1 \pm 1,9\%$ za guštere, $20,9 \pm 0,7\%$ za zmije, a općenito za gmazove je u prosjeku $20,0 \pm 0,6\%$ (Secor 2008).

8.5 Ptice

Istraživanja o SDA relativno na pticama mogu se podijeliti na one relativne na domaćim vrstama (kokoši, purani) i na divljim vrstama. Bez obzira na vrstu, sve ptice dožive povećanje razine metabolizma nakon hranjenja, koje doveđe do maksimalnog vrha unutar 2h nakon unosa hrane i vratiti se na osnovnu razinu obično unutar 12h. Istraživanja na pticama se jako razlikuju u temperaturi na kojoj su držali životinje (7-38°C), u tipu hrane

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

U prosjeku, hranjenje uzrokuje porast metabolizma od $45\pm5\%$.

Istraživanja na kokošima su ispitivala razne imbenike koji utje u 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 in obroka, a pove ava se sa pove anjem energije obroka. SDA koeficijent je u prosjeku $9,8\pm0,9\%$ (Secor 2008).

8.6 Sisavci

Istraživanja na sisavcima (osim ljudi) se jako razlikuju, pogotovo u veli in težini životinje (npr. rovke od 35g pa sve do muflona od 150kg), a hrana koja je korištena uklju uje 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 karakteristi nim rastom razine metabolizma od 25-50%.

„Factorial scope“ postprandijalnog metabolizma je u prosjeku bio $1,37\pm0,02$. 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 sisavaca ve i 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 $9,9\pm1,0\%$ (Secor 2008).

8.7 Ljudi

Najranija i najopširnija istraživanja SDA su ra ena na ljudima. U prvoj polovici 20.st. pažnja je bila usmjerena na utjecaj sastava hrane na SDA. Od tada su istraživanja usmjerena na utjecaj tjelovježbe i sastav tijela no pojedinci koji su „više u inkoviti“ nakon hranjenja, generiraju nižu SDA, tako er i više unešene energije pohranjuju u tijelo te su time predodre eni da postanu pretili. Tako er se smatra da tjelovježba poslije obroka pove ava 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 tjelovježba dodatno poti e 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% veću SDA, za razliku od poznate.

Većina istraživanja ljudske SDA prati standardni protokol koji uključuje mjerjenje RMR koji se uzima ujutro nakon nekonzumiranja hrane preko noći, i kada se pojede samo jedan obrok. Mjeri se i VO₂ 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 $25\pm1\%$ 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 $7,2\pm0,4\%$.

Alternativna metoda za računanje ljudske SDA se radi tako da se kontinuirano promatra izmjenu plinova pojedinca u respirometrijskoj komori koja je velika 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 никакve aktivnosti. Ovakva istraživanja pokazuju da SDA uzima veći postotak energije unesene hrane, za razliku od istraživanja sa samo jednim obrokom, a SDA je u prosjeku $13,1\pm1,6\%$ 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 metabolizma odgovora nakon hranjenja je 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 još i sa svim tim informacijama još se uvijek može puno istraživati i naučiti o ovom metabolizmu 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 ambystomatid 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 in i tipu hrane, a pove ava se zajedno sa energijom obroka. Toplina se proizvodi kao nusproizvod katabolizma hrane. Katabolizmom slobo ena 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 mjerjenja i izra unavanja SDA kod egzoterma, prvo treba ustanoviti SMR („standard metabolic rate“), što je minimalna metaboli ka razina jedinke nakon absorpcije hrane u mirovanju u svom neaktivnom periodu. BMR („basal metabolic rate“) se uzima za endoterme, i ona je minimalna razina metabolizma inaktivne jedinke nakon absorpcije koja je u svojoj termoneutralnoj zoni u neativnom periodu. Mnoge životinje ne e ostati neaktivne nakon hranjenja, što otežava mjerjenje 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 ina 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 absorpcija. 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 O₂ or produced CO₂, 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.