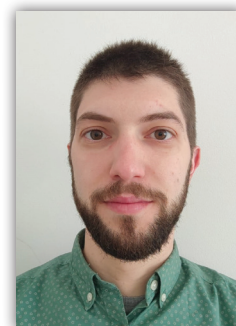


Značaj masti i masnih kiselina u gmazova

Importance of lipids and fatty acids in reptiles



Miljković, J., I. Žura Žaja*, L. Pađen, J. Aladrović, L. Bastiančić, D. Lisičić, S. A. Blažević, A. Shek Vugrovečki

Sažetak

Gmazovi višak energije pohranjuju u obliku triacilglicerola u masnom tkivu. U gmazova je potkožno masno tkivo slabo razvijeno, no postoje vrste sa znatnim potkožnim masnim jastučićima, primjerice mediteranski kućni macaklin (*Hemidactylus turcicus*). Većina gmazova masno tkivo pohranjuje u parna trbušna masna tijela. Rep može biti primarno mjesto skladištenja masnog tkiva u guštera, posebno u onih koji nemaju trbušna masna tijela. Energija dobivena hidrolizom masti nužna je u razdoblju hibernacije, gladovanja i razmnožavanja. Smatra se da gmazovi nemaju razvijeno smeđe masno tkivo, ali su nađene smeđe masne stanice u jedne vrste morske kornjače (*Dermochelys coriacea*). Masti se prenose u plazmi na dva načina: kao slobodne masne kiseline i kao triacilgliceroli u sastavu lipoproteina (transportnih oblika masti). Gmazovi imaju lipoproteine koji su istovjetni kategorijama kao i u sisavaca (VLDL, LDL i HDL). Transportni oblici masti u svom sastavu sadržavaju triacilglicerole, u čijoj se građi nalaze masne kiseline koje mogu biti endogenog i/ili egzogenog podrijetla. Masne kiseline imaju brojne funkcije, poput onih u imunom odgovoru, reprodukciji, fiziologiji živčanog sutava i dr. Određivanje masnokiselinskog sastava u krvi i tkivima gmazova sve se češće istražuje, što može dati uvid u zdravstveni status jedinke te tako pomoći u poboljšanju uzgoja, a samim time i očuvanju vrsta, posebno onih ugroženih.

Ključne riječi: gmazovi, masti, transport masti, masne kiseline

Abstract

Reptiles store excess energy in the form of triglycerides stored in fat tissue. In reptiles, the subcutaneous fat tissue is poorly developed, but there are species with significant subcutaneous fat pads, such as the Mediterranean house gecko (*Hemidactylus turcicus*). Most reptiles store adipose tissue in paired abdominal fat bodies. The tail may be the primary storage site for adipose tissue in lizards, especially those lacking ambodominant fat in their bodies. The energy obtained from fat hydrolysis is necessary during periods of hibernation, starvation and reproduction. It is considered that reptiles do not develop brown fat tissue, but brown fat cells are described in the leatherback sea turtle (*Dermochelys coriacea*). Lipids are transported in the plasma in two ways, as free fatty acids and as triglycerides in the composition of lipoproteins, the transport forms of lipids. Reptiles have lipoproteins of the same categories as mammals (VLDL, LDL and HDL). The transport forms of lipids contain triglycerides in their composition, which contain fatty acids, and

Josip MILJKOVIĆ, dr. med. vet., asistent, dr. sc. Ivona ŽURA ŽAJA, dr. med. vet. izvanredna profesorica, dr. sc. Lana PAĐEN, dr. med. vet., docentica, dr. sc. Jasna ALADROVIĆ, dr. med. vet., redovita profesorica, dr. sc. Ana SHEK VUGROVEČKI, dr. med. vet., izvanredna profesorica, Zavod za fiziologiju i radiobiologiju, Veterinarski fakultet, Sveučilište u Zagrebu, dr. sc. Lucija BASTIANČIĆ, dr. med. vet., asistentica, Zavod za anatomiju, histologiju i embriologiju, Veterinarski fakultet, Sveučilište u Zagrebu, dr. sc. Sofia Ana BLAŽEVIĆ, dipl. ing. mol. biol., docentica, dr. sc. Duje LISIČIĆ, prof. biol. i kem., izvanredni profesor, Zavod za animalnu fiziologiju, Prirodoslovno-matematički fakultet, Sveučilište u Zagrebu. Dopisna autorica: izzaja@vef.unizg.hr

they can be of endogenous and/or exogenous origin. Fatty acids have many functions, such as those in the immune response, reproduction, physiology of the nervous system, etc. The determination of the fatty acid composition in the blood and tissues of reptiles is increasingly attracting the attention of scientists, among other things because it provides an insight into the health of the individual. This growing knowledge helps improve breeding, and thus the conservation of species, especially endangered ones.

Key words: reptiles, lipids, lipid transport, fatty acids

Uvod

Fiziologija metabolizma masti važna je za razumijevanje bioenergetike, biologije uzgoja i ekologije gmazova, a ima primjenu u očuvanju biološke raznolikosti gmazova. Gmazovi višak energije pohranjuju u obliku triacilglicerola pohranjenih u masnom tkivu te ih mogu hidrolizirati kada je za fiziološke potrebe organizma nužna dodatna energija, primjerice tijekom razmnožavanja kada se masti ulažu u jaja kako bi se osigurao izvor energije za razvoj embrija. Stvaranje zaliha masti u određenim godišnjim razdobljima pokazuje da se u većine vrsta one koriste prije svega za vrijeme reprodukcije, a ne za održavanje energije za fiziološke potrebe tijekom razdoblja autofagije, razdoblja neaktivnosti gmazova (Price, 2016.).

Triacilgliceroli su masne tvari koje služe za pohranu energije, a građeni su od triju masnih kiselina i glicerola. Njihovim se metaboliziranjem u organizmu oslobađa najveća količina energije, a u usporedbi s proteinima i ugljikohidratima sadržavaju približno dva puta više energije. No za razliku od ugljikohidrata i proteina, triacilgliceroli se pohranjuju gotovo bez vode (McWilliams i sur., 2004.). Tijekom reproduktivnog ciklusa ili razdoblja autofagije potrebe za masnim kiselinama u organizmu se povećavaju, što dovodi do lipolize, razgradnje masti u masnim stanicama. Tijekom lipolize dolazi do hidrolize triacilglicerola do masnih kiselina i glicerola. Masne kiseline podliježu β -oksidaciji i proizvodi se acetyl-CoA koji zatim ulazi u ciklus limunske kiseline za proizvodnju ATP-a. Glicerol ulazi u put glikolize za proizvodnju ATP-a ili sudjeluje u glukoneogenezi za sintezu glukoze, što se događa u jetri. Ostale masti uključuju kolesterol (važna komponenta membrana i lipoproteina), fosfolipide (membranski strukturni lipidi) i razne druge molekule koje se mogu otopiti u organskim otapalima i na taj način kvalificirati kao masti. U ovom ćemo radu opisati specifičnosti u građi masnog tkiva u gmazova, kako pojedine vrste gmazova skladište mast i u kojim ga uvjetima iskorištavaju kao energiju, zatim transport masti te važnost masnih kiselina u gmazova.

Građa masnog tkiva u gmazova

Masno tkivo jest vezivno tkivo s posebnim svojstvima te je kao takvo građeno od masnih stanica

(adipocita), vlaknatih elemenata i amorfne osnovne tvari (Eurell i Frappier, 2006.; Mescher, 2023.; Liebich, 2019.). Ovisno o vrsti životinje, djelu tijela, tkivu, boji i funkciji, masno se tkivo djeli na unilokularno i multilokularno. Dok je unilokularno masno tkivo najčešće u odraslih životinja, multilokularno masno tkivo pojavljuje se samo u određenih vrsta na određenim dijelovima tijela ili u određenim fazama razvoja.

Unilokularno masno tkivo, poznato kao bijelo masno tkivo, građeno je od masnih stanica okrugla do višekutna oblika, veličine do 150 μm (Mescher, 2023.). U ovom tipu masnog tkiva adipociti sadržavaju samo jednu veliku masnu kapljicu koja ispunjava oko 98 % stanice (Azeez i sur., 2017.). Upravo su zbog toga ostali stanični elementi potisnuti perifereno. Jezgra ovih masnih stanica sploštena je i polumjesečasta oblika. Unilokularno masno tkivo pojavljuje se ili u obliku pojedinačnih stanica ili u djelomično, a ponekad potpuno odvojenih reznjica omeđenih rahlim ili gustim vezivnom tkivom (Eurell i Frappier, 2006.; Mescher, 2023.; Liebich, 2019.). U vezivnom se tkivu nalaze kolagena i retikularna vlakna, bogata kapilarna mreža i živci. U međustaničnoj tvari, osim navedenih vlaknatih elemenata i amorfne osnovne međustanične tvari, nalaze se i različiti tipovi stanica poput nezrelih adipocita, fibrocita, fibroblasta, mastocita, limfocita, makrofaga i pigmentnih stanica. Znatne varijacije u građi umasnog tkiva ovisno o djelu tijela utvrđene su nilskog krokodila (*Crocodylus niloticus*). One se uglavnom odnose na stupanj reznjevitosti i sastav međustanične tvari. Pritom se razlike u građi pronalaze između visceralnog, abdominalnog, intramuskularnog masnog tkiva i potkožnog masnog tkiva (Azeez i sur., 2017.).

Multilokularno masno tkivo, poznato kao smeđe masno tkivo, građeno je od masnih stanica veličine od 15 do 25 μm , koje u svojoj citoplazmi imaju mnogobrojne kapljice masti različitih veličina (Liebich, 2019.). Jezgra ovih stanica okrugla je oblika i smještena je centralno. Smeđa obojenost ovog masnog tkiva posljedica je brojnih mitohondrija koji sadržavaju pigment citokrom. Osim po morfološkim značajkama, ovo se tkivo razlikuje i po svojoj funkciji usmjerenoj prije svega na termoregulaciju. Gešta i suradnici (2007.) smatraju da gmazovi nemaju razvijeno smeđe masno tkivo, dok Goff i Stenson

(1988.) opisuju smeđe masne stanice u sedmopruge usminjače (*Dermochelys coriacea*).

Masno tkivo u gmazova

Kao i drugi kralježnaci, gmazovi pohranjuju triacilglicerole u specijalizirana skladišta koja se nazivaju masnim tkivom, a koja se prije svega sastoji od adipocita. Adipociti su poznati po svojim golemim kapljicama masti koje često čine većinu njihova citosolnog volumena. Masno tkivo može biti difuzno smješteno u tijelu, primjerice između mišićnih vlakana što rezultira mramornim izgledom (Kwan, 1994.). Za razliku od čovjeka, u gmazova je potkožno masno tkivo uglavnom slabo razvijeno (Pond, 1978.), no postoje vrste sa znatnim potkožnim masnim jastučićima, primjerice macaklini (*Hemidactylus turcicus*) (Greene, 1969.; Selcer, 1992.). Mnogi gmazovi imaju parna trbušna masna tijela (lat. *corpora adiposa*) koja služe kao primarno mjesto za skladištenje masnog tkiva (Pond, 1978.; Scott i sur., 1995.) (slika 1). Oni su često dobro razvijeni u zmija i guštera, no postoje vrste lepidosaura kojima nedostaju trbušna masna tijela, uključujući tuatara (*Sphenodon punctatus*) te pojedine vrste skinkova i macaklina (Church, 1962.; Pond, 1978.; Greer, 1986.).

Rep također može biti primarno mjesto skladištenja masnog tkiva u guštera, posebno u onih koji nemaju abdominalna masna tijela (Vitt i Cooper, 1986.; Doughty i sur., 2003.; Lin i Ji, 2005.). Za neke vrste, posebno one kojima nedostaju trbušna masna tijela, Pond (1978.) smatra da je glavna funkcija repa u nekih vrsta guštera skladištenje masti. Da je funkcija skladištenja masti u repu važna, očituje se time što se rep regenerira nakon autotomije (Russell i sur., 2015.). Neki gušteri dobivaju energiju hidrolizom masti iz zaliha u repu za vrijeme hibernacije, gladovanja i razmnožavanja (Avery, 1970.; Dial i Fitzpatrick, 1981.; Daniels, 1984.). Ženke, ako su gravidne u razdoblju obnove repa, neće imati dovoljno energije za polaganje jaja (Doughty i sur., 2003.; Miljković i Shek Vugrovečki, 2017.). Zmije ne odlažu masno tkivo u rep (Greene, 1969.; Pond, 1978.).

Mnoge kornjače nemaju trbušna masna tijela, već umjesto toga imaju mnogo malih masnih naslaga u trbušnoj šupljini (Pond, 1978.; Ho i sur., 1982.; McPherson i Marion, 1982.; Henen, 2002.). No Rhen i Lang (1999.) opisuju masna tijela u ingvinalnom području i abdomenu nasrtljive kornjače (*Chelydra serpentina*). Kod sjeverne dugovrate kornjače (*Chelodina rugosa*) postoje masne naslage različite veličine, uključujući velike naslage u ingvinalnim kanalima i oko stražnjih nogu (Kennett i Christian, 1994.). Morske kornjače mogu imati velike slojeve masnog tkiva koje

oblažu uz plastron i karapaks (Goff i Stenson, 1988.; Kwan, 1994.; Wyneken, 2015.). Kwan (1994.) opisao je u zelenih kornjača (*Chelonia mydas*) sezonske promjene u sloju masnog tkiva uz plastron i karapaks. Životinje koje su bile reproduktivno neaktivne imale su tanke (< 1 mm) tamnozeleno slojeve masnog tkiva ispod karapaksa, dok su reproduktivno aktivne ženke imale zlatnozeleno slojeve masnog tkiva debljine do 2 cm. S obzirom na velike sezonske promjene u količini masti u prethodno navedenim skladištima, one vjerojatno imaju funkciju pohrane energije, a ne funkciju izolacije odnosno sprečavanja gubitka topline. Morske kornjače također mogu imati znatne masne naslage oko vrata, stražnjih peraja i repa (Pritchard, 1971.; Goff i Stenson, 1988.; James i sur., 2005.; Davenport i sur., 2009.; Walcott i sur., 2012.).

Masti se u mišićima pohranjuju u obliku intramuskularnih kapljica triacilglicerola, a funkcija im je osiguravanje dodatne energije za mišićni rad. Jetra je glavni organ za metabolizam masti, a također i skladišti određenu količinu triacilglicerola (Derickson, 1976.; Sheridan, 1994.). No jetra ima određen kapacitet skladištenja te prekomjerno hranjenje u gmazova može uzrokovati steatozu jetre (Schaffner, 1998.). U hepatocitima kajmana (*Caiman latirostris*) masne se kapljice nalaze i nakon višemjesečnog gladovanja (Starck i sur., 2007.). Dokazano je da jetra gmazova sadržava samo 5 % ukupnih tjelesnih masti (Avery, 1970.; Brian i sur., 1972.; Gaffney i Fitzpatrick, 1973.; Selcer, 1992.; Scott i sur., 1995.; Santos i Llorente, 2004.). Trbušna masna tijela sadržavaju većinu tjelesnih masti (više od 70 %), osobito u zmija (Scott i sur., 1995.; Santos i Llorente, 2004.), a ostatak se nalazi u trupu u obliku intramuskularne masti i/ili difuznih masnih naslaga. U nekim slučajevima, posebno tijekom vitelogeneze, masa trbušnih masnih tijela znatno se smanjuje te iznosi od 5 do 20 % ukupnih masti, a tada se najveći dio masti nalazi u trupu (Brian i sur., 1972.; Gaffney i Fitzpatrick, 1973.; Selcer, 1992.).

Zalihe masti pohranjuju se prije afagije, zimskog stanja mirovanja, kako bi gmazovi tijekom mirovanja mogli iskoristavati energiju pohranjenu u mastima (Aleksiuk i Stewart, 1971.), kao što se događa i tijekom hibernacije sisavaca. Primjerice, argentinski tegui (*Tupinambis merianae*) prejedaju se (hiperfagija) prije razdoblja mirovanja i pohranjuju masti u jetri (zajedno s glikogenom) i u abdominalnim masnim tijelima (Souza i sur., 2004.; Haddad, 2007.). Sadržaj masti u masnim tijelima i repu smanjen je tijekom zimskog mirovanja u živorodne gušterice (*Zootoca vivipara*) (Avery, 1970.). Zaliha triacilglicerola u jetri i mišićima egipatske kobre (*Naja haje*) smanjuje se tijekom zimskog mirovanja (El-Deib, 2005.). Mnogi gmazovi odlažu masti u folikule jajnika prije i/ili tije-



Slika 1. Abdominalna masna tijela u bradate agame (*Pogona vitticeps*)

kom zimskog mirovanja/afagije, stoga je teško razlikovati je li njihova funkcija povezana s reprodukcijom ili je samo vezana za održavanje energije tijekom razdoblja mirovanja (Etheridge i sur., 1986.; Knotkova i sur., 2005.; Naya i sur., 2008.).

Transport masti i njihova struktura

Zbog svoje hidrofobne prirode masti trebaju prenosioce (i unutarstanične i izvanstanične) kako bi se osigurao transport u vodenom mediju. Masti se prenose u plazmi na dva načina: 1. kao neesterificirane masne kiseline (engl. *non-esterified fatty acids*, NEFA; također se nazivaju i slobodne masne kiseline, SMK) koje su vezane za albumine; 2. kao triacilgliceroli u sastavu lipoproteina, transportni oblici masti.

Kao rezultat lipolize SMK se oslobađa u krvnu plazmu. Lipoliza započinje hidrolizom triacilglicerola iz adipocita, a tada se masne kiseline i glicerol mogu otpustiti iz stanice. Hidroliza triacilglicerola u sisavaca se zbiva u tri koraka: 1. adipozna triacilgliceridna lipaza hidrolizom oslobađa prvu masnu kiselinu, 2. lipaza osjetljiva na hormone hidrolizira nastali diacilglicerol

u monoacilglicerol, 3. monogliceridna lipaza hidrolizira monoacilglicerol u slobodnu masnu kiselinu i glicerol (Rider, 2016.). Utvrđeno je da adipozna triacilgliceridna lipaza i lipaza osjetljiva na hormone postoje u gmazova i da su regulirane sličnim putevima kao i u sisavaca (Gupta i Thapliyal, 1982.; Migliorini i sur., 1992.; Rider, 2016.). Glicerol je topljiv u vodi i ne treba transportnu bjelančevinu kako bi se prenosio krvlju te ulazi u jetru za glukoneogenezu. SMK vezan za albumin može dospjeti u druga tkiva u kojima se masne kiseline mogu iskoristavati za dobivanje energije (npr. mišići) ili modifikaciju (npr. jetra). Iz jetre i crijeva odlaze lipoproteini kojima se prenose triacilgliceroli te se otpuštaju u krv ili limfu čime se triacilgliceroli dostavljaju do drugih organa, koji se masnim kiselinama mogu koristiti kao izvorom energije.

Lipoproteini imaju lipidnu jezgru sastavljenu od triacilglicerola i esterificiranog kolesterola, a na površini se nalaze molekule kao što su fosfolipidi, kolesterol i proteini koji se nazivaju apolipoproteinima. Klasificiraju se prema gustoći: lipoproteini vrlo male gustoće (engl. *very low density lipoprotein*, VLDL), lipoproteini srednje gustoće (engl. *intermediate density lipoprotein*, IDL), lipoproteini male gustoće (engl. *low density lipoprotein*, LDL) i lipoproteini velike gustoće (engl. *high density lipoprotein*, HDL). Omjer triacilglicerola (koji su male gustoće) i proteina određuje gustoću lipoproteina. Prema tome VLDL-ovi su veliki i imaju najveći udio triacilglicerola, dok su LDL-ovi manji transportni oblici masti koji imaju manji udio triacilglicerola. Glavna je funkcija HDL-a prijenos kolesterola iz krvi i tkiva u jetru, dok LDL prenosi kolesterol iz jetre u stanice drugih tkiva. VLDL, IDL i hilomikroni/portomikroni imaju funkciju prijenosa triacilglicerola. VLDL proizvodi jetra i prenose triacilglicerole u periferna tkiva. Kako se triacilgliceroli otpuste iz VLDL-a u masno tkivo, povećava im se gustoća i prelaze u IDL, što se zbiva djelovanjem lipoproteinske lipaze. Daljnja lipoliza i otpuštanje triacilglicerola uzrokuje da IDL postaje LDL, koji jetra zatim može preuzeti i razgraditi (Fielding i Fielding, 1996.; Schneider, 2016.). Osim ovih promjena u udjelu triacilglicerola, lipoproteini podliježu promjenama u sastavu apolipoproteina koje nose. Oni uvijek nose apolipoprotein B (Apo B), od trenutka kada se oslobađaju iz jetre kao VLDL do trenutka kada se recikliraju u jetri kao LDL.

Gmazovi imaju lipoproteine koji odgovaraju kategorijama prema gustoći i udjelu triacilglicerola kao i u sisavaca: VLDL, LDL i HDL (Mills i Taylaur, 1971.; Schjeide, 1976.; Janeiro-Cinquini i sur., 1995.; Pao-lucci i Callard, 1995.; Cain i sur., 2003.). Nekoliko je apolipoproteina pronađeno i u gmazova. Apo B₁₀₀, karakterističan apolipoprotein VLDL-a, pronađen je u

VLDL-u, IDL-u i LDL-u u kornjača i zmija (Perez i sur., 1992.; Janeiro-Cinquini i sur., 1995.; Paolucci i Callard, 1995.; Duggan i sur., 2001.; Cain i sur., 2003.), a utvrđena je i ista funkcija kao u sisavaca. Apo B₄₈, obično utvrđeni na hilomikronima sisavaca nisu pronađeni u gmazova, odnosno u kornjača koje su istraživane (Paolucci i Callard, 1995.; Cain i sur., 2003.). Apo AI, primarni apolipoprotein HDL sisavaca, također se nalazi u HDL-u kornjača, pitona i aligatora (Paolucci i Callard, 1995.; Duggan i Callard, 2001.; Duggan i sur., 2001.; Cain i sur., 2003.). Iako Apo E nije pronađen u serumu kokoši (*Gallus gallus*), pronađen je u serumu kornjača (Paolucci i Callard, 1995.; Duggan i Callard, 2001.; Duggan i sur., 2001.). Protutijela na Apo E pokazuju da je Apo E utvrđen u kornjača i aligatora (Duggan i Callard, 2001.), ali metodom utvrđivanja prisutnosti Apo E (protutijela na Apo E) u serumu pitona, Apo E nije utvrđen (Duggan i Callard, 2001.).

Specifičnosti masnih kiselina u gmazova

Masne kiseline (MK) sastavni su dio većine masti. U prirodi masne kiseline najčešće imaju paran broj C-atoma, a prema broju C-atoma dijelimo ih na kratkolančane, srednjolančane, dugolančane i masne kiseline vrlo dugog lanca. Masne kiseline mogu biti zasićene i nezasićene. Zasićene masne kiseline (engl. *saturated fatty acids*, SFA) ne sadržavaju dvostruke veze, što ih čini stabilnijima. Nezasićene masne kiseline mogu biti jednostruko nezasićene (engl. *monounsaturated fatty acids*, MUFA) ili višestruko nezasićene (engl. *polyunsaturated fatty acids*, PUFA), ovisno o broju dvostrukih veza u lancu.

Masnokiselinski sastav tjelesnih tkiva povezan je sa sastavom masnih kiselina unesenih hranom. Unatoč tome, masnokiselinski sastav nekih organa, poput mozga, ili spermija manje je podložan promjenama uvjetovanima prehranom od drugih (poput masnog tkiva, mišića i jetre) (Hulbert i sur., 2005.). Sastav masnih kiselina može pružiti uvid u reproduktivno zdravlje, prehrambene navike te prehrambeni i imunوسي status kralježnjaka (Dass i sur., 2021.; Vranković i sur. 2017.). Mnogi čimbenici utječu na sastav masnih kiselina, uključujući prehranu, dob, fiziološki status i stres (Clauss i sur., 2007.; Joseph i sur., 1985.; Cartland-Shaw i sur., 1998.; Samee i sur., 2019.). Sastav masnih kiselina u prehrani te njihov utjecaj na masnokiselinski sastav različitih tkiva u posljednje se vrijeme intenzivno istražuje i ima veliku važnost u humanoј medicini te prehrani ljudi i životinja. Potvrđeno je da smanjen unos višestruko nezasićenih masnih kiselina (engl. *polyunsaturated fatty acids*, PUFA) putem hrane i narušen odnos ω -3 naspram ω -6 PUFA može dovesti do

niza zdravstvenih poremećaja u ljudi (Simopoulos 2002., Hulbert i sur. 2005.). Nizak status ω -3 PUFA povezuje se s metaboličkim sindrom (Hulbert i sur., 2005.) (Grundy i sur., 2004.), kardiovaskularnim bolestima (Nestel, 2001.; Renaud i Lanzmann-Petit-hory, 2001.), modificiranim imunosi odgovorom (Calder, 2001.), kožnim problemima (Ziboh, 1996.), smanjenim vidnim korteksom i funkcijom mozga (Suzuki i sur., 2001.), poremećajima ponašanja kao što su depresija i shizofrenija (Peet i Stokes, 2005.) te povećanjem agresivnosti (Hamazaki i sur., 2001.; Hibbeln i sur., 2004.).

Gmazovi imaju jedinstvene masne kiseline koje su važne za njihovu fiziologiju i biologiju. Određivanje masnokiselinskog sastava u krvi može primjerice dati smjernice za poboljšanje uzgoja i držanja gmazova tijekom rehabilitacije. Dosadašnja istraživanja masnih kiselina u gmazova pokazuju manji udio ω -3 naspram ω -6, u rehabilitacijskim centrima u usporedbi sa slobodnoživućim gmazovima (Joseph i sur., 1985.; Cartland-Shaw i sur., 1998.; Clauss i sur., 2007.). Primjerice istraživanje koje su proveli Dass i sur. (2021.) opisuje masnokiselinski sastav pune krvi galapagoške kornjače (*C. chathamensis*) iz centra za uzgoj u zatočeništvu. Autori su utvrdili veći udio ω -6/ ω -3 u životinja držanih u uzgojnom centru u usporedbi sa životinjama iz ekoloških farmi, naglašavajući time potrebu za boljim uvjetima držanja uz primjereniji izbor raznolike prehrane.

Istraživanjem masnokiselinskog sastava krvi kukuruznih zmija (*Pantherophis guttatus*) držanih u zatočeništvu pronađeno je više od deset različitih masnih kiselina od kojih su zasićene masne kiseline bile najzastupljenije (Pađen i sur., 2021.). Sastav masnih kiselina krvi odraz je promjena u metabolizmu lipida, kao i sastava masnokiselinske prehrane. Autori su utvrdili razlike u zastupljenosti nekih masnih kiselina s obzirom na spol. Prema istraživanju McCue (2008.) gladovanje u gmazova može biti utvrđeno i praćeno promjenom omjera pojedinih masnih kiselina. Shen i suradnici (2005.) utvrdili su da temperatura okoline utječe na sastav masnih kiselina u triacilglicerolima i fosfolipidima srca, jetre, mišića i mozga u oviparne vrste guštera (*Phrynocephalus przewalskii*). Autori su utvrdili kako s nižom temperaturom raste udio nezasićenih u odnosu na zasićene masne kiseline, što upućuje na važnost dovoljnog unosa nezasićenih masnih kiselina hranom radi prilagodbe na temperaturu okoline.

Zaključak

Poznavanje metabolizma masti u gmazova vrlo je važno kako bismo razumjeli proces pretvorbe energije pohranjene u masti za fiziološke funkcije orga-

nizma u posebnim uvjetima, primjerice pri hibernaciji, gladovanju i razmnožavanju. Sezonske promjene u zalihama masti pokazuju da većina gmazova pohranjuje masti ponajprije u reproduktivne svrhe. Energija pohranjena u obliku masti koristi se i u razdobljima hibernacije i pri gladovanju. Većina vrsta gmazova mast skladišti u parnim trbušnim masnim tijelima, dok nekim vrstama guštera rep služi za skladištenje masti. Triacilgliceroli se prenose u krvi gmazova lipoproteinima kao i u sisavaca. Masne kiseline s glicerolom čine triacilglicerole, čiji se sastav mijenja s različitim unosom hrane i drugim čimbenicima okoliša. Istraživanju sastava masnih kiselina u medicini se pridaje sve veća važnost. Masne kiseline sudjeluju u važnim fiziološkim procesima organizma te su njihov sastav i međusoban omjer, osobito ω -3 i ω -6, važni i u humanoj i veterinarskoj medicini, a u posljednje se vrijeme utvrđuje te je važno i za zdravlje gmazova. Masnokiselinski sastav ponajviše ovisi o prehrani gmazova, iako sve veći broj istraživanja dokazuje različitosti u sastavu masnih kiselina s obzirom na uvjete držanja, spol, reproduktivnu aktivnost i dr. Smatramo da istraživanja sastava masnih kiselina i njihovih omjera u različitim tkivima mogu pridonijeti u boljem razumijevanju i očuvanju vrsta te zaštitu prirode, jer nisu važna samo za veterinarsku medicinu nego i za biologiju i ekologiju.

Literatura

- ALEKSIUK, M., K. W. STEWART (1971): Seasonal changes in the body composition of the garter snake (*Thamnophis sirtalis parietalis*) at northern latitudes. *Ecology* 52, 485-490.
- AVERY, R. A. (1970): Utilization of caudal fat by hibernating common lizards, *Lacerta vivipara*. *Comp. Biochem. Physiol. B* 37, 119-121.
- AZEEZ, O. I., J. G. MYBURGH, R. A. MEINTJES, M. C. OOSTHUIZEN, J. P. CHAMUNORWA (2017): Histomorphology, ultrastructure and fatty acid composition of the adipose tissue in pansteatitis, the potentials in understanding the underlying mechanism and diagnosis of pansteatitis in the Nile crocodile. *Lipids Health Dis.* 16, 47.
- BRIAN, B. L., F. G. GAFFNEY, L. C. FITZPATRICK, V. E. SCHOLEY (1972): Fatty acid distribution of lipids from carcass, liver and fat bodies of the lizard, *Cnemidophorus tigris*, prior to hibernation. *Comp. Biochem. Physiol. B* 41, 661-664.
- CAIN, W., L. SONG, G. STEPHENS, D. USHER (2003): Characterization of lipoproteins from the turtle, *Trachemys scripta elegans*, in fasted and fed states. *Comp. Biochem. Physiol. A* 134, 783-794.
- CALDER, P. C. (2001): Omega-3 polyunsaturated fatty acids, inflammation and immunity. *World Rev. Nutr. Diet* 88, 109-116.
- CARTLAND-SHAW, L. K., A. CREE, C. M. SKEAFF, N. M. GRIMMON (1998): Differences in dietary and plasma fatty acids between wild and captive populations of a rare reptile, the tuatara (*Sphenodon punctatus*). *J. Comp. Physiol. B* 168, 569-580.
- CHURCH, G. (1962): The reproductive cycles of the Javanese house geckos, *Cosymbotus platyurus*, *Hemidactylus frenatus*, and *Peropus mutilatus*. *Copeia* 1962, 262-269.
- CLAUSS, M., C. GRUM, J. M. HATT (2007): Fatty acid status of captive wild animals: a review. *Zool. Gart.* 76, 382-401.
- DANIELS, C. B. (1984): The importance of caudal lipid in the gecko *Phyllodactylus marmoratus*. *Herpetol.* 40, 337-344.
- DAVENPORT, J., J. FRAHER, E. FITZGERALD, P. MCLAUGHLIN, T. DOYLE, L. HARMAN, T. CUFFE (2009): Fat head: an analysis of head and neck insulation in the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*). *J. Exp. Biol.* 212, 2753-2759.
- DASS, K., G. A. LEWBART., J. P. MUÑOZ-PÉREZ, M. I. YÉPEZ, A. LOYOLA, E. CHEN, D. PÁEZ-ROSAS (2021): Whole blood fatty acid concentrations in the San Cristóbal Galápagos tortoise (*Chelonoidis chathamensis*). *PeerJ* 9, e11582.
- DERICKSON, W. K. (1976): Lipid storage and utilization in reptiles. *Am. Zool.* 16, 711-723.
- DIAL, B. E., L. C. FITZPATRICK (1981): The energetic costs of tail autotomy to reproduction in the lizard *Coleonyx brevis* (Sauria: Gekkonidae). *Oecologia* 51, 310-317.
- DOUGHTY, P., R. SHINE, M. S. Y. LEE (2003): Energetic costs of tail loss in a montane scincid lizard. *Comp. Biochem. Physiol. A* 135, 215-219.
- DUGGAN, A. E., I. P. CALLARD (2001): Phylogenetic distribution of apolipoproteins A-I and E in vertebrates as determined by western blot analysis. *J. Exp. Zool.* 290, 255-264.
- DUGGAN, A., M. PAOLUCCI, A. TERCYAK, M. GLIOTTI, D. SMALL, I. CALLARD (2001): Seasonal variation in plasma lipids, lipoproteins, apolipoprotein A-I and vitellogenin in the freshwater turtle, *Chrysemys picta*. *Comp. Biochem. Physiol. A* 130, 253-269.
- ETHERIDGE, K., L. C. WIT, J. C. SELLERS, S. E. TRAUTH (1986): Seasonal changes in reproductive condition and energy stores in *Cnemidophorus sexlineatus*. *J. Herpetol.* 20, 554-559.
- EURELL, J. A., B. L. FRAPPIER (2006): Dellmann's textbook of veterinary histology. 6th ed. Blackwell Publishing, Ames, Oxford, Carlton.

- FIELDING, P. E., C. J. FIELDING (1996): Dynamics of lipoprotein transport in the human circulatory system. In *Biochemistry of Lipids, Lipoproteins and Membranes* (eds D. E. Vance and J. Vance), pp. 495-516. Elsevier, Amsterdam.
- GESTA, S., Y. TSENG, R. C. KAHN (2007): Developmental origin of fat: tracking obesity to its source. *Cell* 131, 242-256.
- GOFF, G. P., G. B. STENSON (1988): Brown adipose tissue in leatherback sea turtles: a thermogenic organ in an endothermic reptile? *Copeia* 1988, 1071-1075.
- GREENE, H. W. (1969): Fat storage in females of an introduced lizard, *Hemidactylus turcicus*, from Texas. *Tex. J. Sci.* 21, 233-235.
- GREER, A. E. (1986): On the absence of visceral fat bodies within a major lineage of scincid lizards. *J. Herpetol.* 20, 267-269.
- GRUNDY, S., H. BREWER, J. CLEEMAN, S. SMITH, C. LENFANT (2004): Definition of the metabolic syndrome – report of the National Heart, Lung and Blood Institute/American Heart Association Conference on scientific issues related to definition. *Circ.* 109, 433-438.
- GUPTA, S. C., J. P. THAPLIYAL (1982): Thyroid function in adrenaline-induced changes in the intermediary metabolism of the chequered water-snake (*Natrix piscator*). *J. Endocrinol.* 94, 333-338.
- HADDAD, L. S. (2007): O papel dos lipídios na reorganização metabólica associada à dormência sazonal nos lagartos teiú, *Tupinambis merianae* (Sauria, Teiidae). PhD Dissertation: Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil.
- HAMAZAKI, T., S. SAWAZAKI, M. ITOMURA, Y. NAGAO, A. THIENPRASERT, T. NAGASAWA, S. WATANABE (2001): Effect of docosahexaenoic acid on hostility. *World Reviews of Nutrition and Diet* 88, 47-52.
- HENEN, B. T. (2002): Reproductive effort and reproductive nutrition of female desert tortoises: essential field methods. *ICB* 42, 43-50.
- HIBBELN, J. R., L. R. NIEMINEN, W. E. LANDS (2004): Increasing homicide rates and linoleic acid consumption among five western countries, 1961-2000. *Lipids* 39, 1207-1213.
- HO, S. M., S. KLEIS, R. MCPHERSON, G. J. HEISERMANN, I. P. CALLARD (1982): Regulation of vitellogenesis in reptiles. *Herpetol.* 38, 40-50.
- HULBERT, A., N. TURNER, L. H. STORLIEN, P. L. ELSE (2005): Dietary fats and membrane function: implications for metabolism and disease. *Biol. Rev.* 80, 155-169.
- JAMES, M. C., R. A. MYERS, C. A. OTTENSMEYER (2005): Behaviour of leatherback sea turtles, *Dermodochelys coriacea*, during the migratory cycle. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* 272, 1547-1555.
- JANEIRO-CINQUINI, T. R. F., A. T. BIJOVSKY, F. F. LEINZ, C. E. WINTER (1995): Characterization of the main plasma lipoproteins from the ovoviparous viperid snake *Bothrops jararaca*. *Comp. Biochem. Physiol. B* 112, 49-58.
- JOSEPH, J. D., R. G. ACKMAN, G. T. SEABORN (1985): Effect of diet on depot fatty acid composition in the green turtle *Chelonia mydas*. *Comp. Biochem. Physiol. B* 80, 5-22.
- KENNETT, R., K. CHRISTIAN (1994): Metabolic depression in estivating long-neck turtles (*Chelodina rugosa*). *Physiol. Zool.* 67, 1087-1102.
- KNOTKOVA, Z., S. PEJRILOVA, S. TRNKOVA, O. MATOUSKOVA, Z. KNOTEK (2005): Influence of reproductive season upon plasma biochemistry values in green iguanas. *Acta Vet. Brno* 74, 515-520.
- KWAN, D. (1994): Fat reserves and reproduction in the green turtle, *Chelonia mydas*. *Wild. Res.* 21, 257-266.
- LIEBICH, H. G. (2019): *Veterinary Histology of Domestic Mammals and Birds*. 5th ed., 5M Publishing Ltd, UK.
- LIN, Z.-H., X. JI (2005): Partial tail loss has no severe effects on energy stores and locomotor performance in a lacertid lizard, *Takydromus septentrionalis*. *J. Comp. Physiol. B* 175, 567-573.
- MCCUE, M. D. (2008): Fatty acid analyses may provide insight into the progression of starvation among squamate reptiles. *Comp. Biochem. Physiol. A* 151, 239-246.
- MCPHERSON, R. J., K. R. MARION (1982): Seasonal changes of total lipids in the turtle *Sternotherus odoratus*. *Comp. Biochem. Physiol. A* 71, 93-98.
- MCWILLIAMS, S. R., C. GUGLIELMO, B. PIERCE, M. KLAASSEN (2004): Flying, fasting, and feeding in birds during migration: a nutritional and physiological ecology perspective. *J. Avian Biol.* 35, 377-393.
- MESCHER, A. L. (2023): *Masno tkivo. U: Junqueira Osnove histologije, udžbenik i atlas. Prijevod šesnaestog izdanja. Naklada Slap, Zagreb* (122-129).
- MIGLIORINI, R. H., J. S. LIMA-VERDE, C. R. MACHADO, G. M. P. CARDONA, M. A. R. GAROFALO, I. C. KETTELHUT (1992): Control of adipose tissue lipolysis in ectotherm vertebrates. *Am. J. Physiol.* - Regul. 263, 857-862.
- MILLS, G. L., C. E. TAYLAUR (1971): The distribution and composition of serum lipoproteins in eighteen animals. *Comp. Biochem. Physiol.* 40, 489-501.

- MILJKOVIĆ, J., A. SHEK VUGROVEČKI (2017): Ob-rambeno ponašanje u gmazova. *Veterinar* 55-1.
- NAYA, D. E., C. VELOSO, F. BOZINOVIC (2008): Physiological flexibility in the Andean lizard *Liolaemus bellii*: seasonal changes in energy acquisition, storage and expenditure. *J. Comp. Physiol. B* 178, 1007-1015.
- NESTEL, P. (2001): Fish oil fatty acids beneficially modulate vascular function. *World Rev. Nutr. Diet* 88, 86-89.
- PAĐEN, L., I. DELAŠ, J. MILJKOVIĆ, I. ŽURA ŽAJA, A. SHEK VUGROVEČKI, D. HORVATEK TOMIĆ, L. ČAKIĆ, J. ALADROVIĆ (2021): Blood fatty acid composition of corn snakes (*Pantherophis guttatus*) - a preliminary study. Proceedings of 2nd International Scientific and Professional Meeting on Reptiles and Exotic Animals "Reptilia", 52-57.
- PAOLUCCI, M., I. P. CALLARD (1995): Distribution and characterization of apolipoproteins in *Chrysemys picta* plasma. *Comp. Biochem. Physiol. B* 110, 583-588.
- POND, C. M. (1978): Morphological aspects and the ecological and mechanical consequences of fat deposition in wild vertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 9, 519-570.
- PRICE, E. R. (2016): The physiology of lipid storage and use in reptiles. *Biol. Rev.* 92, 1406-1426.
- PRITCHARD, P. C. H. (1971): Galapagos sea turtles: preliminary findings. *J. Herpetol.* 5, 1-9.
- RENAUD, S. C., D. LANZMANN-PETITHORY (2001): Alpha-Linolenic acid in the prevention of cardiovascular diseases. *World Rev. Nutr. Diet* 88, 79-85.
- RHEN, T., J. W. LANG (1999): Incubation temperature and sex affect mass and energy reserves of hatchling snapping turtles, *Chelydra serpentina*. *Oikos* 86, 311-319.
- RIDER, M. H. (2016): Role of AMP-activated protein kinase in metabolic depression in animals. *J. Comp. Physiol. B* 186, 1-16.
- RUSSELL, A. P., S. E. LYNN, G. L. POWELL, A. COT- TLE (2015): The regenerated tail of juvenile leopard geckos (Gekkota: Eublepharidae: *Eublepharis macularius*) preferentially stores more fat than the original. *Zoology* 118, 183-191.
- SAMEE, S. M., N. MANTIEGHI, A. ESTEVEZ (2019): Zebrafish as a model to screen the potential fatty acids in reproduction. *Zebrafish* 16(1), 47-64.
- SANTOS, X., G. A. LLORENTE (2004): Lipid dynamics in the viperine snake, *Natrix maura*, from the Ebro Delta (NE Spain). *Oikos* 105, 132-140.
- SCHAFFNER, F. (1998): The liver. Biology of the Reptilia, Volume 19, eds C. Gans and A. S. Gaunt), pp. 297-374. SSAR Press, Ithaca.
- SCHJEIDE, A. O. (1976): Low density lipoproteins of nonmammalian vertebrates. *Low Density Lipoproteins*. (eds C. E. Day and R. S. Levy), pp. 321-348. Plenum Press, New York.
- SCHNEIDER, W. J. (2016): Lipoprotein receptors. *Biochemistry of Lipids, Lipoproteins and Membranes*. (eds N. D. Ridgway and R. S. McLeod), pp. 489-518. Elsevier, Amsterdam.
- SCOTT, D. E., R. U. FISCHER, J. D. CONGDON, S. A. BUSA (1995): Whole body lipid dynamics and re- production in the eastern cottonmouth, *Agkistrodon piscivorus*. *Herpetol.* 51, 472-487.
- SELCER, K.W. (1992): Lipid storage during formation of early- and late-season clutches in the gecko *Hemidactylus turcicus*. *J. Herpetol.* 26, 209-213.
- SHEN, J. M., R. D. LI, F. Y. GAO (2005): Effects of ambient temperature on lipid and fatty acid composition in the oviparous lizards, *Phrynocephalus przewalskii*. *Comp. Biochem. Physiol. B* 142, 293-301.
- SHERIDAN, M. A. (1994): Regulation of lipid metabolism in poikilothermic vertebrates. *Comp. Biochem. Physiol. B* 107, 495-508.
- SOUZA, S. C. R., J. E. CARVALHO, A. S. ABE, J. E. P. W. BICUDO, M. S. C. BIANCONCINI (2004): Seasonal metabolic depression, substrate utilisation and changes in scaling patterns during the first year cycle of tegu lizards (*Tupinambis merianae*). *J. Exp. Biol.* 207, 307-318.
- SUZUKI, H., Y. MORIKAWA, H. TAKAHASHI (2001): Effect of DHA oil supplementation on intelligence and visual acuity in the elderly. *World Rev. Nutr. Diet* 88, 68-71.
- VITT, L. J., W. E. JR. COOPER (1986): Tail loss, tail color, and predator escape in *Eumeces* (Lacertilia: Scincidae): age-specific differences in costs and benefits. *Can. J. Zool.* 64, 583-592.
- VRANKOVIĆ, L., I. DELAŠ, S. RELJIĆ, Đ. HUBER, N. MALTAR-STRMEČKI, K. KLOBUČAR, G. KRIVIĆ, Z. STOJEVIĆ, J. ALADROVIĆ (2017): The Lipid Composition of Subcutaneous Adipose Tissue of Brown Bears (*Ursus arctos*) in Croatia. *Physiol. Biochem. Zool.* 90, 399-406.
- WALCOTT, J., S. ECKERT, J. A. HORROCKS (2012): Tracking hawksbill sea turtles (*Eretmochelys imbricata*) during inter-nesting intervals around Barbados. *Mar. Biol.* 159, 927-938.
- WYNEKEN, J. (2015): Anatomy of the leatherback turtle. *The Leatherback Turtle: Biology and Conservation*, (eds J. R. Spotila and P. Santidri'an Tomillo), pp. 32-48. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- ZIBOH, V. A. (1996): The significance of polyunsaturated fatty acids in cutaneous biology. *Lipids* 31, 249-253.