STRES I ŽIVOTINJE: FIZIOLOŠKI MEHANIZMI I EKOLOŠKE POSLJEDICE

Maleš, Stipe

Undergraduate thesis / Završni rad

2015

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **Josip Juraj Strossmayer University of Osijek, Department of biology / Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Odjel za biologiju**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:181:598089

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2025-03-21**

ODJEL ZA BIOLOGIJU
Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku

Repository / Repozitorij:

Repository of Department of biology, Josip Juraj Strossmayer University of Osijek

zir.nsk.hr

dabar
DIGITALNI AKADEMSKI ARHIVI I REPOZITORIJI

Sveučilište J.J. Strossmayera u Osijeku
Odjel za biologiju
Preddiplomski studij biologije

Stipe Maleš

Stres i životinje: fiziološki mehanizmi i ekološke posljedice

Završni rad

Mentor:
doc. dr. sc. Sandra Ečimović

Osijek, 2015. godine

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku
Odjel za biologiju
Završni rad
Preddiplomski sveučilišni studij Biologije
Znanstveno područje: Prirodne znanosti
Znanstveno polje: Biologija

STRES I ŽIVOTINJE: FIZIOLOŠKI MEHANIZMI I EKOLOŠKE POSLJEDICE

Stipe Maleš

Mentor: doc. dr. sc. Sandra Ečimović

Stres ima velike posljedice na sva živa bića. Utječe, kako na pojedinu životinju, tako i na cijeli ekološki sustav, kojeg je ona sastavni dio. Kako bi se što bolje shvatio utjecaj stresa na životinje i ekološke sustave, važno je otkriti mehanizme pomoću kojih one reagiraju na stresne podražaje. Razumjevanjem ovih mehanizama moguće je pravovremeno otkriti prisutnost različitih stresora.

U ovom radu pobliže je opisan utjecaj stresa na životinje, mehanizmi koje su razvile kako bi se nosile sa stresom, te posljedice koje stres na njih ostavlja. U opisu je obuhvaćen bihevioristički i neuroendokrini odgovor na stres, utjecaj stresa na trenutno tjelesno stanje kao i trajne posljedice izlaganja stresu. Također opisane su vrste i utjecaj različitih stresora na pojedine ekološke sustave, načini na koje se ekološki sustav pokušava oduprijeti njihovom utjecaju, kao i promjene koje stres uzrokuje u ekološkom sustavu.

Broj stranica: 19
Broj slika: 5
Broj literaturnih navoda: 12
Jezik izvornika: hrvatski
Ključne riječi: stres, metabolizam, hormon, ekološki sustav, neuroendokrini, odgovor na stres

Rad je pohranjen u:
knjižnici Odjela za biologiju Sveučilišta Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku i u Nacionalnoj sveučilišnoj knjižnici u Zagrebu, u elektroničkom obliku, te je objavljen na web stranici za biologiju.

BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Josip Juraj Strossmayer in Osijek
Department of Biology
Bachelor thesis
Undergraduate study of Biology
Scientific Area: Natural science
Scientific Field: Biology

STRESS AND ANIMALS: PHYSIOLOGICAL MECHANISMS AND ECOLOGICAL CONSEQUENCES

Stipe Maleš

Mentor: doc. dr. sc. Sandra Ečimović

Stress has severe consequences on all living beings. It affects a single animal as well as a complete ecosystem. In order to better understand the effects of stress on animals and ecosystems, it is of key importance to discover mechanisms by which they react to stress. Understanding these mechanisms enables timely detection of different types of stressors.

In the present thesis, effect of stress on animals, mechanisms of coping with stress, as well as remaining consequences of stress exposure are descibed. The present thesis involves bihevioral and neuroendocrine responses to stress, effects of stress on current physical condition, and permanent consequences of stress exposure. In addition, different types of stressors and their effect on ecosystems, coping mechanisms of ecosystems as well as changes that stress produces in ecosystem are also described.

Number of pages: 19
Number of figures: 5
Number of references: 12
Original in: Croatian
Key words: stress, metabolism, hormone, ecosystem, stress responses

Thesis deposited in
Library of Department of Biology, University of J.J. Strossmayer Osijek and in National university library in Zagreb in elektronic form. It is also disposable on the web site of Departmetnt of Biology, University of J.J. Strossmayer Osijek.

SADRŽAJ

1. Uvod 1
1.1. Problemi pri istraživanju 1
1.2. Uvjeti postizanja stresnog stanja 2
2. Osnovni dio 3
2.1. Odgovor na stres 3
2.1.1. Neuroendokrini odgovor na stres 3
2.1.2. Bihevioralni odgovor na stres 9
2.1.3. Povezanost neuroendokrinog i bihevioralnog odgovora 10
2.2. Posljedice stresa 10
2.3. Utjecaj stresnih uvjeta na ekološki sustav 12
2.3.1. Indikatori stresa u ekološkom sustavu 12
2.3.2. Odgovor ekoloških sustava na stres 15
3. Zaključak 17
4. Literatura 18

1. Uvod

Stres kod životinja, kao i kod ljudi uobičajena je pojava i s njim se nosimo svakodnevno. Sama riječ stres ne mora nužno označavati nešto ekstremno loše. Stresori mogu biti veoma različiti: bolest, bol, agresija, izolacija, gubitak kontrole, neishranjenost, ekstremne temperature itd. Životinje većinu stresnih situacija preživljavaju bez ili sa tek manjim, kratkotrajnim posljedicama. Problemi nastaju kad se stresna okolnost pojavljuje kronično ili, u slučaju akutnog stresa, u prevelikom intezitetu. Može postojati više relevantnih stresora koji onda ostavljaju trajne posljedice koje utječu na životinju samu, a time i na cjelokupnu populaciju te vrste, što naravno dalje dovodi do destabilizacije biološke zajednice nekog područja i potencijalno do neravnoteže čitavog ekološkog sustava.

Kako bi utjecaj stresa bio minimalan životinje su razvile različite načine odgovora na stres. Prva reakcija je bihevioristička, kao što je odlazak iz područja na kojem doživljavaju stres, na primjer životinja kojoj je vruće sklanja se u hladovinu. Drugi način odgovora je endokrini odgovor odnosno hormonska regulacija metabolizma koja nastoji u prvom redu životinju održati na životu, a nadalje maksimalno smanjiti utjecaj stresa na funkcioniranje metabolizma.

Stres na životinje može utjecati na razne načine, kao na primjer smanjuje ili povećava unos hrane, koči rast organizma, smanjuje imunitet i time životinju izlaže bolestima do kojih inače nebi došlo, kod mlađih jedinki smeta u razvoju te utječe na ponašanje, temperament i slično (Moberg i Mench, 2000).

1.1. Problemi pri istraživanju

Pri istraživanju i kvantifikaciji stresa postoje različiti problemi. Na primjer, vrlo je teško promatrati odvojen utjecaj samo jednog stresora, budući da su životinje u svakom trenutku izložene brojnim stresorima, pogotovo u uvjetima koji nisu kontrolirani. Samo istraživanje stresa je stresno za jedinku kao i sama interakcija znanstvenika sa životinjom, a pogotovo opetovana upotreba invazivnih metoda. Iz tog se razloga sve više pokušavaju prilikom istraživanja koristiti neinvazivnim metodama. Postoji i razlika u prijašnjem iskustvu životinja itd.

Stres kod domaćih životinja pokušava se umanjiti na različite načine: pažljivim rukovanjem, održavanjem štala čistima kako bi se minimizirao doticaj sa bakterijama, održavanje stalne temperature, te selekcijom pasmina koje bolje podnose stres.

U ovom radu pobliže ću opisati pojedine situacije koje izazivaju stres kod životinja, te endokrini odgovor na stres i njegov utjecaj na homeostazu organizma a time i na život jedinke odnosno populacije kojoj pripada. Nakon toga opisati ću utjecaj različitih stresora na ekološki sustav i pri tome prikazati sličnosti u odgovoru ekoloških sustava na stres sa odgovorom na stres životinje kao jedinke.

1.2. Uvjeti postizanja stresnog stanja

Životinje svakodnevno dolaze u doticaj sa različitim stresorima koji ne moraju nužno imati štetan utjecaj na njih. Ukoliko je stres kratkotrajan ili slabijeg inteziteta životinja ga može jednostavno negirati. Uzmimo da životinja ima određeni kapacitet za stresne uvjete i ukolko zbroj stresnih utjecaja ne prelazi tu granicu životinja se normalno hrani razvija i razmnožava. Ukoliko dođe do povećanja broja stresora ili njihovog inteziteta dolazi do takozvanog predpatološkog stanja u kojem su tjelesne funkcije smanjene ali su još uvijek prisutne (Rushen, 2000). Na primjer, životinja unosi hranu, ali u manjim količinama, stupanj metabolizma i reprodukcije opada, imunološki sustav je narušen ali nije razvijena bolest. Ukoliko se stres još poveća dolazi do patološkog stanja u kojem neke funkcije potpuno izostaju. Na primjer, izostanak reprodukcije, oboljevanje od različitih bolesti, prestanak rasta. U eksperimentu kojeg su napravili Holmes i sur. (1979), pri čemu je dio pataka hranjen sa kruhom umočenim u petrolej a dio sa nekontaminiranim kruhom, isprva nije bilo nikakvih razlika u ponašanju. Sve patke su se jednako ponašale i imale su isti prirast mase. No kad su ih stavili u hladnije uvjete stupanj smrtnosti pataka koje su bile hranjene kontaminiranim kruhom je bila značajno veća nego kod kontrolne skupine. Slično je bilo i sa svinjama koje se ukrcavalo na transport u vrijeme kad su trebale dobiti hranu, ove dvije stresne situacije kombinirano su proizvele viši stupanj smrtnosti tijekom prijevoza nego što su je imale svinje koje su bile ukrcavane nahranjene. Kod ovog slučaja je bitno naglasiti da svinje nisu umirale od neishranjenosti.

Prilikom pojave stresnog stanja vrlo je bitna i percepcija životinje. Sve životinje ne doživljavaju iste stresne situacije ili pojedine stresore na isti način. Pri tome utjecaj imaju dob i prethodno iskustvo životinje, kao i različito trenutno stanje jedinke, u nekim slučajevima i broj jedinki u jatu. Tako je na primjer praćeno ponašanje goveda kad ih se stavi u nepoznato okruženje, različite reakcije na ovakav stres imale su mlađe jedinke od starijih. Kod ovaca i drugih životinja koje se kreću u stadima primjećeno je da ukoliko su bliže skloništu ili ih je više u stadu, frekvencija prestanka hranjenja kako bi pokušali detektirati predatora značajno opada (Rushen, 2000).

2. Osnovni dio

2.1. Odgovor na stres

Kada životinja dođe pod značajan utjecaj određenih stresora ona reagira kako bi se njihov utjecaj sveo na minimum. Iako je svrha reakcije na stres dobrobit jedinke, može doći i do pretjerane reakcije koja joj u određenim okolnostima može i samo naštetiti, bez da joj donese išta dobrog.

Postoji više razina reakcije na stres. Prva i osnovna reakcija je, već spomenuta bihevioristička reakcija. U tom slučaju životinja reagira odlaskom iz područja u kojem na nju djeluje stres.

Jedan od primjera ovakvog ponašanja je odlazak sa sunca u hlad kad je životinji vruće, sklanjanje u jazbine od predatora, u skloništa prilikom oluja i slično.

Drugi način reakcije je reakcija autonomnog živčanog sustava, takozvani "flight or fight" odgovor, povećava se broj otkucaja srca, dolazi do vazokonstrikcije i slično. Ovakve promjene su kratkotrajne i vezane za specifične situacije, i nemaju dugoročni utjecaj na životinju pa se ne smatraju pravim primjerom odgovora na stres.

Treći i jedan od najznačajniji odgovora na stres je neuroendokrini odgovor. O njemu će biti i najviše govora. On ima najveće i najtrajnije poslijedice na organizam. Značajno mijenja i ponašanje i metabolizam životinja kako bi im omogućio preživljavanje stresnih uvjeta. Obuhvaća brojne žlijezde i hormone te utječe i na posljednji način odgovora na stres a to je imunološki odgovor.

Imunološki sustav se prije smatrao potpuno ovisnim o neuroendokrinom sustavu u odgovoru na stres, međutim, nova istraživanja pokazuju da veliku ulogu ima i središnji živčani sustav kao i autoimuni sustav.

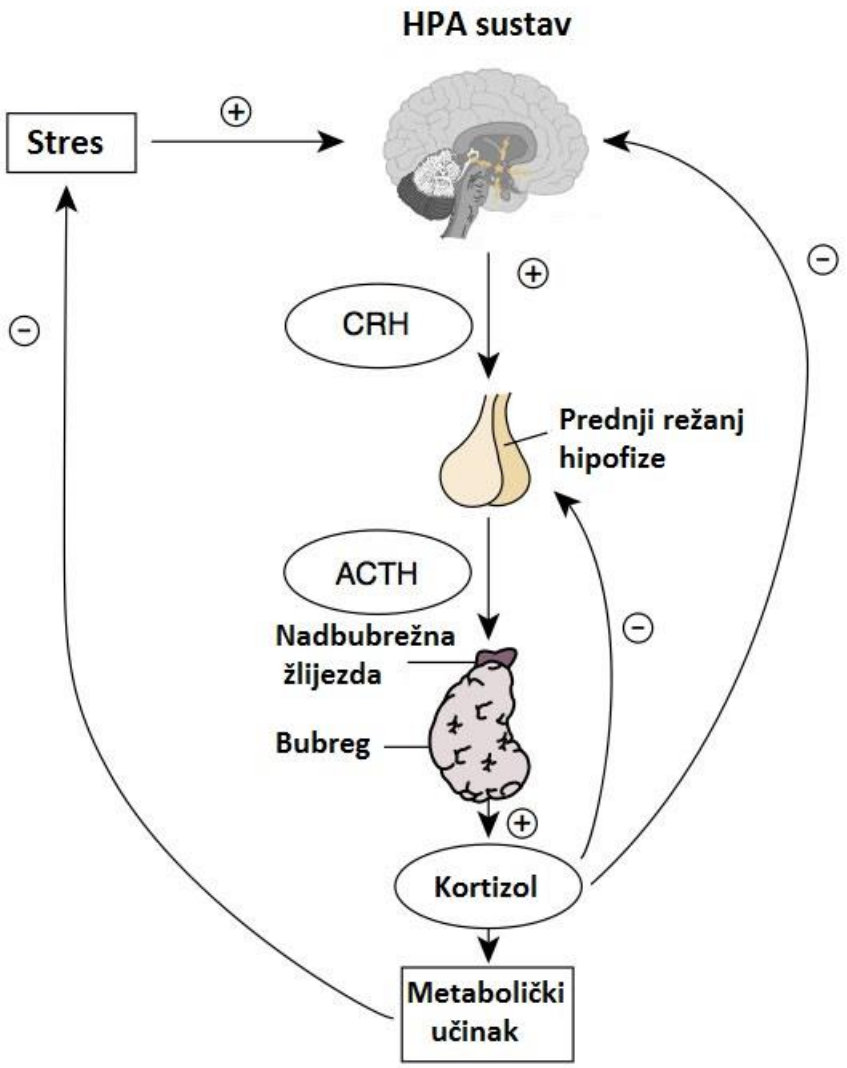
2.1.1. Neuroendokrini odgovor na stres

U svojim istraživanjima Hans Selye je promatrao promjene u veličini endokrinih tkiva neposredno nakon izlaganja organizma stresoru već 1939. godine (Selye, 1939). Njegovo istraživanje kasnije je potvrđeno u više navrata i postalo je jasno da je endokrini odgovor na stres vrlo bitna sastavnica cjelokupnog odgovora na stres. Dokazano je da stres utječe na metabolizam, razmnožavanje te imunološki sustav. Poznato je da endokrini sustav u određenoj mjeri odgovara na specifične stresore kako bi održao homeostazu organizma.

Ukupni učinak odgovora na stres dobijemo spajanjem svih endokrinih odgovora na pojedine stresore.

Kad govorimo o neuroendokrinom odgovoru, govorimo o komunikaciji središnjeg živčanog sustava sa endokrinim žlijezdama. Uzima se da su to u najviše slučaja hipotalamus, hipofiza te periferni žičani sustav. Hipotalamus je bilateralno simetrični dio donjeg mozga iznad hipofize. Na najnižem dijelu hipotalamusa nastaje držak hipofize. Aksoni parvicelularnih neurona hipotalamusa prolaze koz držak hipofize i ispuštaju hormone u mrežu kapilara te djeluju na prednji dio hipofize, dok magnicelularni neuroni prolaze izravno do stražnjeg dijela i proizvode vazopresin i oksitocin. Prednji dio hipofize proizvodi hormon rasta (GH), adrenokortikotropni hormon (ACTH), tireo-stimulirajući hormon (TSH), luteinizirajući hormon (LH), folikul-stimulirajući hormon (FSH) i prolaktin (PL). Postoji i intermedijarni dio koji je specifičan kod pojedinih vrsta, nema velik utjecaj i smatra se rudimentarnim. Stražnji režanj hipofize služi kao spremište za vazopresin i oksitocin. Oksitocin je još poznat kao antidiuretski hormon (ADH) povećava resorpciju vode u bubrezima steže glatke mišiće u žilama, te sudjeluje u stresom induciranom lučenju ACTH. Oksitocin sudjeluje u kontrakcijama maternice i laktaciji (Matteri i sur., 2000).

Jedan od najistraživanijih sustava je sustav hipotalamus – hipofiza – nadbubrežna žlijezda (hypothalamus-pituitary-adrenal axis, HPA axis) koji rezultira sekrecijom steroida iz nadbubrežne žlijezde. ACTH stimulira sintezu i otpuštanje steroida iz kore nadbubrežne žlijezde tako što povećava trošenje kolesterola i njegovo enzimatsko pretvaranje u kortizol i kortikosteron, glukokortikoidne hormone. Kotrizol je primarni glukokotrikoid u ljudi i većine sisavaca, dok je to kod glodavaca kortikosteron. Kod ptica kojima je intravenozno unesen ACTH primjećen je porast kortikosteroida za 250% (Siegel, 1980). Glukokortikoidi igraju važnu ulogu u glukoneogenezi stimulirajući jetru da pretvara masti i proteine u intermedijarne metabolite koji se naposlijetku pretvaraju u glukozu. Također potenciraju sintezu i djelovanje epinefrina (adrenalina), katekolamina koji se ispušta iz srži nadbubrežne žlijezde prilikom odgovora na stres. Adrenalin stimulira glukoneogenezu i lipolizu, koje služe za dobivanje energije u "flight or fight" situacijama. Bitno je da koncentracija glukokortikoida ostane u granicama normale. Kronično povećanje razine glukokortikoida rezultira razgradnjom proteina, hiperglikemijom, imonosupresijom, depresijom i podložnosti bolestima (Moberg i Mench 2000). Također zamjetan je pad mentalnih sposobnosti i hipokampalnog volumena. Budući da su to teške posljedice odgovora na stres, postoji i povratna sprega u kojoj glukokortikoidi inhibiraju daljnje djelovanje HPA.



Slika 1. HPA sustav (web 3).

Aktivaciju hipofize, koja rezultira lučenjem ACTH, u ovom lancu reguliraju dva hormona. Prvi od nih je vazopresin, a drugi, ali primarni hormon je kortikotropin-oslobađajući hormonn (CRH). Dva hormona su u međuovisnosti utoliko što VP potencira CRH. Na lučenje još utječu i adrenalin i oksitocin. Iako nije jasna potreba za višestukom regulacijom lučenja ACTH, smatra se da je postojanje iste dokaz važnosti HPA sustava u održanju homeostaze. U nadbubrežnoj žlijezdi nastaju još i mineralokortikoidi, koji održavaju ravnotežu natrija i volumen ekstracelularne tekućine i androgeni koji utječu na reprodukciju. Osim ovakvog načina djelovanja CRH i VP mogu i lokalno izravno stimulirati nadbubrežnu žlijezdu na lučenje ACTH, katekolamina i steroida. Adrenalin i noradrenalin, koji također nastaje u nadbubrežnoj žlijezdi, važni su za sintezu katekolamina, koji su u odgovoru na stres bitni jer olakšavaju aktivaciju HPA sustava.

HPA sustav ne reagira isto na sve vrste stresora. Naprotiv, reakcija je stresor-specifična. Na primjer prilikom krvarenja izlučuju se CRH, VP, oksitocin i katekolamini, dok se prilikom hipotenzije izlučuje samo CRH. Efektivnost glukokortikoidima posredovane povratne negativne sprege na HPA sustav isto varira ovisno o stresoru. Čini se da mozak može razlikovati pojedine stresore i ovisno o potrebnoj fiziološkoj reakciji otpuštati potrebne stimulante za lučenje ACTH. Slično tome, koncentracije katekolamina u plazmi, što regulira HPA odgovor, se povećavaju prilikom akutnog stresa, ali magnituda ovisi o intezitetu stresora (Matteri i sur., 2000). Kod štakora stres prouzrokovan akutnom imobilizacijom uzrokuje smanjenjem adrenalina, dok noradrenalin ostaje nepromjenjen. To znači da tijelo pokreće specifičnu HPA reakciju, upravo dovoljnu da se zadrži ili vrati u homeostazu. U tome veliku ulogu ima komunikacija između simpatičkog živčanog sustava i HPA.

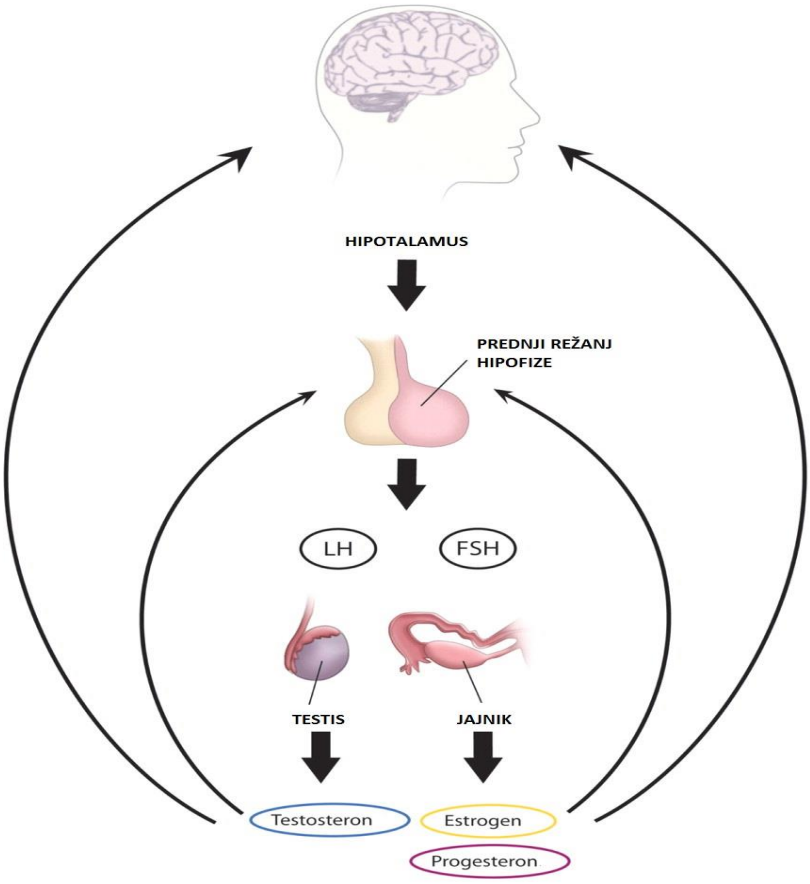
Slijedeći sustav je somatotropni. Somatotropni sustav je naziv za skup neuralnih i endokrinih mehanizama koji kontroliraju proizvodnju i sekreciju hormona rasta (GH) i fiziološku reakciju na njega. Postoje specijalizirane stanice u hipofizi koje proizvode i izlučuju hormon rasta. Indukciju i inhibiciju vrše hormoni hipotalamusa hormon faktora rasta (Growth hormone-releasing hormone - GHRH) i somatostatin. Utjecaj hormona rasta na jetru potiče izlučivanje inzulinu sličnog faktora rasta (IGF) koji djeluje na rast i razvoj mnogih perifernih tkiva. Prilikom stresnog odgovora količina hormona rasta raste dok se količina inzulinu sličnog faktora rasta smanjuje. Time dolazi do prestanka rasta kako bi se energija preusmjerila na preživljavanje. U ovom slučaju hormon rasta ima ulogu blokiranja inzulina kako bi sačuvao glukozu iz krvi, dok smanjenjem inzulinu sličnog faktora rasta dolazi do smanjenja utroška energije u razvoj perifernih tkiva. Prilikom nedostatka hrane dolazi do smanjenja aktivnosti receptora za hormon rasta u jetri i do povećanja njegove koncentracije, te do smanjenja inzulinu sličnog faktora rasta. Pri izlaganju niskim temperaturama, dolazi do smanjenog izlučivanja hormona rasta i inzulinu sličnog faktora rasta. Pretpostavlja se da se to događa zbog toga što je potrebna veća količina energije za održavanje tjelesne temperature (Matteri i sur. 2000).

Nakon somatotropnog sustava imamo laktotropni sustav. Regulacija hipofiznog prolaktina (PRL) vrši se negativnim utjecajem dopamina iz hipotalamusa. Prolaktin, kojem je jedna od uloga induciranje proizvodnje i izlučivanja mlijeka ima još mnoge uloge. Poznato je da utječe na *corpus luteum*, regulaciju soli i vode, rast i razvitak, imunološki i metabolizam. Kod većine vrsta prilikom stresnog odgovora dolazi do povećanja razine prolaktina. Kako postoje mnoge uloge prolaktina u organizmu teško je pripisati ga pojedinoj funkciji prilikom odgovora na stres. Nagađa se da ima bitnu ulogu u podnošenju kroničnog stresa i da potiče na aktivno

izbjegavanje stresora (Moberg i Mench 2000). Prilikom izlaganja visokim temperaturama dolazi do znatnog povećanja koncentracije prolaktina, dok je kod niskih temperatura obratno. Kod akutnog stresa uvijek dolazi do porasta izlučivanja, dok kod nekih kroničnih stresnih uvjeta dolazi do smanjenja, npr. kod duže bolesti. U ovakvoj situaciji nije sigurno je li uzrok smanjenja prolaktina bolest sama ili je možda uzrok smanjenje unosa nutrijenata do kojeg dolazi uslijed bolesti (Matteri i sur. 2000).

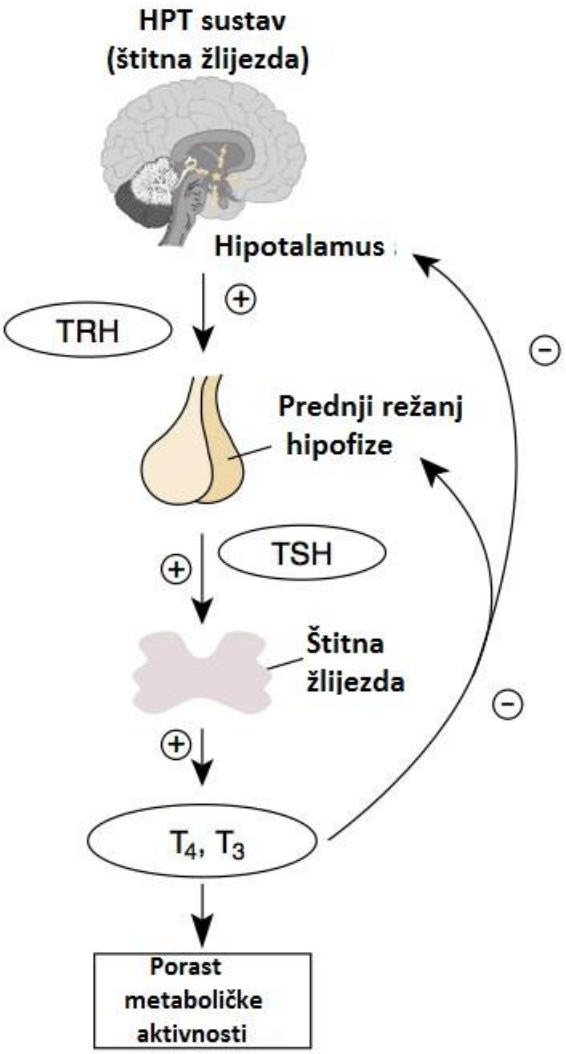
Neuroendokrini sustav koji djeluje na gonade naziva se gonadotropni sustav. Gonadotropni hormoni su luteinizirajući hormon (LH) i folikul-stimulirajući hormon (FSH). Oba nastaju u posebnoj regiji prednjeg režnja hipofize. Regulirani su gonadotropin-otpuštajućim hormonom (GnRH) koji nastaje u hipotalamusu. U regulaciji gonadotropnih hormona postoje uz GnRH i aktivin, inhibin, folistatin i dr.

Luteinizirajući hormon potiče ovulaciju i utječe na *corpus luteum* kod ženki. Folikul-stimulirajući hormon utječe na sazrijevanje folikula, održava veličinu jajnika i stimulira proizvodnju estrogena. Kod mužjaka luteinizirajući hormon potiče proizvodnju androgena dok folikul stimulirajući hormon služi za proizvodnju spermija. Prilikom akutnog stresa može doći do porasta izlučivanja luteinizirajućeg hormona. Kod kroničnog stresa, npr. kod duže bolesti, suprotno tome, dolazi do smanjenja lučenja oba gonadotropa, što rezultira izostatkom reprodukcije. Prilikom stresnih uvjeta dolazi do obrnuto recipročne promjene u lučenju adrenokortikotropnih i gonadotropnih hormona. Smatra se da do toga dolazi zato što u slučaju nužde organizam mora prvotno osigurati preživljavanje, dok razmnožavanje pada u drugi plan. Supresivni učinak na lučenje gonadotropina imaju glukokortikoidi, vazopresin, ACTH i CRH. Neuhranjenost i temperaturni stres također negativno utječu na lučenje gonadotropnih hormona, kao i na razvoj gonada kod mladih jedinki. U slučajevima kad je reprodukcija važnija od preživljavanja pojedine jedinke, dolazi do supresije HPA. Ovaj slučaj poznat je kod nekih vrsta morskih kornjača (Moore i Jessop, 2003).



Slika 2. Gonadotropni sustav (web 2).

Poslijednji sustav je sustav štitne žlijezde (Hypothalamic–pituitary–thyroid axis, HPT sustav). Štitna žlijezda ima veliku ulogu u održanju tjelesne regulacije metabolizma. Hormon koji utječe na štitnu žlijezdu nastaje u prednjem režnju hipofize, a naziva se tireoidni-stimulirajući hormon (TSH) i također je reguliran utjecajem hipotalamusa. Prilikom akutnog stresa različite vrste reagiraju ili povećanjem ili smanjenjem razine TSH, tako da njegov utjecaj na fiziološke promjene tijekom stresa nije jasan. Kako se pozitivne promjene koncentracije tijekom hladnih uvjeta događaju kod manjih životinja smatra se da zbog njihove manje mase dolazi do brže promjene temperature a time i do brže reakcije na promjenu. Kod neuhranjenosti aktivnost štitne žlijezde opada. Reakcija se pripisuje povećanoj aktivnosti HPA sustava.



Slika 3. Sustav hipotalamus-hpifiza-štitna žlijezda (web 4)

2.1.2. Bihevioralni odgovor na stres

Prilikom stresa vrlo je bitan i pshihosocijalni odgovor životinja. Prepoznavanje stresora kao štetnog potiče odgovor na stres. Sama percepcija stresora kao štetnog razlikuje se od jedinke do jedinke. Jim Henry (1977) u svojem istraživanju navodi da postoje dva tipa bihevioralnog odgovora na stres. Prvi tip je proaktivni odgovor poznatiji kao "flight or fight" odgovor. Proktivni odgovor karatkerizira agresija i snažna teritorijalnost. Drugi tip, poznat kao reaktivni, karakterizira niski nivo agresije. Povezanost individualnog nivoa agresije i sposobnosti nošenja sa izazovima okoline dokazana je eksperimentalno. Istraživanje postojanja proaktivnog i reaktivnog načina odgovora rađeno je na miševima. Postojale su dvije skupine miševa, jedni su odabrani zbog kraćeg vremena nakon kojeg odgovaraju agresivno na podražaj, a drugi zbog dužeg. Kad su mužjaci stavljeni skupa pokazalo se da su

oni kraćeg vremena odgovora bili vrlo agresivni prema drugim mužjacima dok su miševi dužeg odgovora imali vrlo nizak nivo međumuške agresivnosti. Manje agresivni mužjaci bili su prilagodljiviji i fleksibilniji nego agresivni i odgovarali su samo u trenutku kad je to prijeko potrebno. Ostalo je još samo dokazati da su obje reakcije upućene na uspješan opstanak. To je postignuto drugim eksperimentom. Miševima je u kavez stavljen električni štapić. Kad bi ga ponjušili dobili bi električni šok. Agresivni miševi štapić su zakapali dok su se pripadnici reaktivne skupine držali podalje. Ovim je dokazano da se obje skupine uspješno nose sa opasnošću, samo na različite načine. Prilikom daljnih pokusa dokazano je da su u stabilnim kolonijama proaktivni miševi uspješniji dok se u varijablnim uvjetima bolje snalaze reaktivne jedinke (Koolhaas i sur. 1999).

2.1.3. Povezanost neuroendokrinog i bihevioralnog odgovora

Neureondokrini i bihevioralni odgovor međusobno su povezani. Postoje dokazi da se razlika u reaktivnosti HPA sustava odražava na razlike u bievioralnom odgovoru na stres. Istraživanjem štakora pokazano je da kortikosteroidi igraju veliku ulogu u paralizirajućem odgovoru na neizbježnu situaciju kao što je na primjer nemogućnost bijega od predatora. Dva različita kortikosteroida utjecala su na trajanje paralize uzrokovane strahom. Prilikom tretiranja sa inhibitorom sinteze kortikosteroida dolazi do smanjenja paralizirajućeg ponašanja, što sugerira da je kortikosteron ključni hormon u ekspresiji takvog odgovora. Daljnjim eksperimentima dokazani su i specifični receptori za ovakav odgovor. Kod mliječnih krava primjećena je korelacija između koncentracije kortizola u plazmi i straha od prilaska nepoznatom objektu (Koolhas i sur., 1999).

2.2. Posljedice stresa

Najveće promjene u metabolizmu životinja mogu nastati u početnim stadijima iznenadnog stresa, ponajprije stresa uzrokovanog nekom od bolesti. Pretjerano izlučivanje hormona i citokina, koji su inače strogo regulirani, često pokrenu lanac promjena koji može biti poguban za zdravlje životinje. Jak odgovor na akutne bakterijske infekcije može uzrokovati promjene kardiopulmonarnih funkcija i metabolitičke poremećaje povezane sa hipoglikemijom, acidozom i hipokalcemijom. Ukoliko stres prijeđe u kronični može doći do trajnih poremećaja kao što je gubitak regulatornih sposobnosti metabolizma, koji može spriječiti izlučivanje inzulina ili brojnih hormona hipofize. Pod utjecajem stresa može doći i

do smanjenja broja specifičnih receptora i transportnih proteina. Dolazi i do poteškoća u komunikaciji između pojedinih stanica na primjer jetre ili gušterače i hipofize.

Stres jako utječe i na imunološki sustav. Životinje izložene stresu puno su podložnije zarazi određim patogenom. Istraživana je pojava bolesti dišnog sustava kod krava (Blecha 2000), pri čemu je utvrđeno da je stupanj oboljevanja puno viši izlože li se krave jačem stresu, na primjer dugotrajnom transportu. Ovakav pad imuniteta pripisuje se poremećajima u HPA i hipotalamičkom autonomnom živčanom sustavu. Kod pastrva inokuliranih sa *Aeromonas salmonicida*, prosječna smrtnost narasla je na 40 posto kod riba bez, te na 60 kod riba pod utjecajem akutnog stresa (Barton i Iwama, 1991).

Kod riba izloženih dugotrajnom stresu, recimo zagađenoj vodi, povišenoj temperaturi i slično, primjećen je oslabljen rast, izostanak reprodukcije, slabljenje motoričkih sposobnosti, te kod riba koje migriraju, izostanak migracija. Ovim je dokazano da stres ne mora biti letalan za pojedinu jedinku da bi ugrozio vrstu kao takvu. Bitno je napomenuti da ovisno o broju stresora, njihovom intezitetu i vremenskom intervalu u kojem se događaju, učinak na organizam može značajno varirati i to u mjeri da u jednom slučaju djeluje štetno na organizam, dok u drugom slučaju djeluje pozitivno. Primjer ovoga je istraživanje na lososima i izlaganje različitim kratkotrajnim stresorima u malim intervalima i sa različitim vremenskim razmacima između izlaganja stresu. Životinje koje su imale više vremena da se oporave između izlaganja različitim temperaturama i patogenima, postale su otpornije na promjene temperature i prisustvo patogena, dok je kod životinja koje su imale kratko vrijeme za oporavak uočen pad funkcija organizma, te su postale i podložnije oboljenjima, te osjetljivije na promjene temperature (Barton i Iwama, 1991).

Utjecaj stresa na jedinku tijekom fetalnog i neonatalnog razvoja je iznimno bitan za normalno funkcioniranje svih životinja. Čak i male promjene tijekom razvoja mogu imati velik utjecaj na razvoj fetusa, budući da stres utječe na mnoge endokrine i neuroendokrine sustave. Ako fetus bude izložen hormonima koji nastaju kao odgovor na stres njegov HPA sustav može biti trajno promjenjen. Uz to, mnoge vrste životinja nisu fiziološki razvijene pri rođenju i njihov HPA sustav se razvija kroz neonatalno doba, tako da doživljavanje stresnog utjecaja u tom razdoblju također može trajno promjeniti njihovu fiziologiju. Velik broj istraživanja utjecaja stresa na razvoj pokazuje da neke životinje imaju pozitivan učinak i kao razvijene se lakše nose sa stresom. Istraživanjem na miševima dokazano je da jedinke odvajane od majke lakše podnose stavljanje u novu okolinu, pokazuju manju anksioznost i općenito bolje podnose varijacije u životnim uvjetima (Mason, 2000).

2.3.Utjecaj stresnih uvjeta na ekološki sustav

Stresne okolnosti u ekološkom sustavu kao cjelini, jednako kao i kod pojedinih životinja ne moraju biti pogubne. Iako su se nekad smatrale štetnima, neke pojave u prirodi potiču porast nutrijenata u određenim područjima. Jedan od ovakvih primjera je požar u borealnim šumama. Požar je potreban za uspješno izrastanje sjemenki pojedinih vrsta kao i za oslobađanje brojnih minerala iz tla, koji bi inače ostali neiskorišteni. Naravno imaju i štetan utjecaj na životinjske vrste, poglavito kukce koji često u njima stradavaju. Velik utjecaj na ekološki sustav i jedan od važnih izvora stresa je naravno i čovjek, čiji se utjecaj na druge vrste nikako ne može zanemariti. Emisija plinova iz industrije, površinsko rudarenje, pa čak i ratovi uvelike mijenjaju ekološki sustav (Rapport i sur., 1985).

Problem pri istraživanju ovih utjecaja na ekološki sustav proizlazi iz toga da je za krajnji zaključak odgovoran subjektivni doživljaj. Iako postoje objektivne razlike između normalnog i promjenjenog stanja, naposlijetku se ipak mora donijeti procjena važnosti, odnosno ozbiljnosti tih promjena. Na primjer, kad bi za glavnu odrednicu pri indetifikaciji štetnih utjecaja na stres uzeli cirkulaciju tvari u prirodi, a ne bi obraćali pozornost na druge faktore, prilikom istraživanja staništa mogli bi doći do zaključka da nema promjena, iako mnoge vrste mogu biti ugrožene. Zato je vrlo bitno u obzir sastav različitih vrsta na određenom području.

Kad govorimo o utjecaju čovjeka na ekološki sustav postoji pet skupina stresora, u koje su uključeni i ekstremni prirodni uvjeti. Prva skupina uključuje iskorištavanje resursa koje ima izravan utjecaj na količinu nutrijenata za ostale vrste. Druga skupina je ispuštanje raznih onečišivača, namjerno ili slučajno, kao što su teški metali, ulja, pesticidi, radijacija, kanalizacijske vode. Do ispuštanja uglavnom dolazi prilikom pogrešaka u transportu, curenja iz proizvodnih pogona ili jednostavno pri proizvodnji u industriji. Fizičko restrukturiranje je treća skupina i ona obuhvaća namjerno preuređenje terena, tipa isušivanja močvara, krčenja šuma kako bi se dobile poljoprivredne površine, izgradnja gradova i slično. Četvrta skupina uključuje unos alohtonih i invazivnih vrsta, što biljnih što životinjskih. Poslijednja skupina obuhvaća ekstremne prirodne pojave, kao što su dugotrajne suše, vulkanske erupcije, te rat uzrokovan ljudskim aktivnostima (Rapport i sur., 1985) .

2.3.1. Indikatori stresa u ekološkom sustavu

Kako je vrlo teško pratiti sve utjecaje stresa odjednom, bitno je odrediti kritične skupine indikatora za određeno područje i praćenjem njihovih promjena odrediti promjene u ekološkom sustavu. Predložene promjene za praćenje su redom:

1. Promjene u cirkulaciji nutrijenata – prilikom krčenja šuma da bi se stvorile obradive površine, te daljnjom supresiom vegetacije putem herbicida dolazi do značajnog pada cirkulacije nutrijenata, u nekim slučajevima čak i deseterostruko (Rapport i sur., 1985). Velik utjecaj ima i zagađenost zraka, na primjer blizina željezara drastično utječe na brojnost malih člankonožaca koji imaju značajnu ulogu u cirkulaciji nutrijenata.
2. Promjene u primarnoj proizvodnji – promjene u primarnoj proizvodnji usko su vezane uz promjene u cirkulaciji nutrijenata. Promjene mogu biti pozitivne ili negativne. Umjetni unos nutrijenata, poglavito fosfora može dovesti do značajnog porasta proizvodnje, kao i upotreba pesticida čime se povećavaju prinosi biljaka, dok sa druge strane uzrokuje opadanje brojnosti unutar populacije kukaca.
3. Promjena u bioraznolikosti – promjena u bioraznolikosti jedan je od najprihvaćenijih indikatora stresa u ekološkom sustavu. Indikatori promjene su uglavnom opadanje bioraznolikosti uslijed unošenja raznih polutanata, fragmentacija staništa i sl., ali u nekim slučajevima uslijed stresa može doći do porasta bioraznolikosti zbog restrukturiranja ekoloških sustava. Primjer pozitivne promjene imamo u Finskoj gdje je zamjećen porast raznolikosti ptica uz naseljena mjesta i košene površine u odnosu na izolirane šumske predjele i nekošene livade. Smatra se da stres slabijeg inteziteta dovodi do pozitivne promjene bioraznolikosti.
4. Retrogresija – nije nikakvo iznenađenje da stresno djelovanje na nekom području pogoduje vrstama koje su na njega bolje prilagođene. Unosom alohtonih i invazivnih vrsta dolazi do kompeticije između njih i autohtonih vrsta. Uslijed stresa invazivne vrste dobivaju priliku iskoristiti novonastalo stanje kako bi proširile svoj utjecaj, odnosno brojnost. Time ekološki sustav postaje mlađi što se naziva retrogresija. Do sličnog dolazi utjecajem prirodnih katastrofa kao što su požari i vulkanske erupcije. Kod ovakvih uvjeta dolazi do pojednostavnjenja sastava populacija, djelomično se gube nagomilani nutrijenti, dolazi do porasta vrsta koje se brzo razmnožavaju i koje mogu iskoristiti novonastale niše. U akvatičnim sustavima do ovakvih promjena može doći primjerice postavljanjem brana na rijeke.

Slika 4. Nagomilavanje lososa na washingtonskoj strani Boneville brane zbog sprječavanja migracije (web 5).

5. Promjene u veličini vrsta – pod utjecajem stresa dolazi do promjene prosječne veličine vrsta u ekološkom sustavu. Na primjer, kao posljedica zagađenja i unošenja novih vrsta u velika jezera, došlo je do smanjenja u prosječnoj veličini riba. Kada se uzme ukupna biomasa u jezerima prinos po jedinki ribe bio je nekada oko pet kilograma, u poslijednje vrijeme smatra se da je prinos po jedinki tek jedan kilogram. Ribarstvo u kojem su prije dominirale velike vrste riba u tom području se sad bazira na lovu manjih vrsta. Smatra se da do ove pojave dolazi djelom i zbog toga se manje vrste lakše razmnožavaju, pa su sposobnije repopularizirati područje na kojem se dogodilo izumiranje (Jackson, 1972).
6. Drugi znakovi stresnog stanja – jedan od manje opisanih simptoma stresa na ekološki sustav je utjecaj na frekvenciju oboljevanja i na fluktuacije brojnosti unutar pojedinih populacija. Kod akvatičkih sustava, prisutnost pesticida povećava podložnost riba infekcijama (Rapport i sur., 1985). U švicarskim jezerima uočeno je da uslijed izlova kompetentijih vrsta riba dolazi do eutrofije, time i do porasta broja ciprinida, te nakon zasićenja jezera tom skupinom riba, do velikog porasta u razvoju zaraznih bolesti uzokovanih bakterijskim infekcijama.

2.3.2. Odgovor ekoloških sustava na stres

Kad promatramo odgovor ekoloških sustava na stres, možemo povući paralelu sa odgovorom na stres pojedine životinje. Tako postoje tri osnovne faze odgovora: 1. Početni učinak stresa, 2. ublažavanje posljedica stresa i, ukoliko ublažavanje posljedica nije uspješno, 3. Slom ekološkog sustava, odnosno prijelaz iz jednog u drugi.

1) Početni učinak stresa – prve indikacije stresa u ekološkom sustavu očituju se na osjetljivim vrstama. Promjene mogu biti histološke anomalije, smetnje u reprodukciji, rastu i razvoju, promjena u rasprostranjenosti, te općenito fluktuacije u populacijama. Poznat je slučaj prestanka razmnožavanja pelikana na obalama Kalifornije uslijed trovanja pesticidima, iako su jedinke izgledale sasvim zdrave.

Slika 5. Nagomilane uginule haringe na obali Norveške (web 1).

U kanadskim vodenim ekološkim sustavima pod pomnim promatranjem su populacije haringi i srodnih vrsta, jer je poznato da slabo podnose stres prouzročen prisustvom toksina i manjkom nutrijenata, mnogo slabije od ostalih vrsta, pa to doprinosi ranom otkivanju problema. Nekad se promjena može detektirati i da se ne primjete promjene na vrstama. Zagađenje olovom, tako je u Sjevernoj Americi prvo primjećeno zbog nerazgradnje biološkog otpada.

2) Ublažavanje posljedica stresa – Ekološki sustavi djeluju biološki ili kemijski u prilikom odgovora na stres. Sposobnost ublažavanja posljedica ovisi o evolucijskoj povijesti ekološkog sustava. Ekološki sustavi koji su se razvili u nestabilnom okolišu, imaju veću sposobnost nošenja sa promjenama uzrokovanima od strane ljudi, pogotovo promjena koje su slične prirodnim događajima. Na primjer, šume koje su često bile izložene požarima imaju veću sposobnost podnošenja viših

koncentracija sumporovog dioksida. Sustavi koji nisu prošli kroz veći stres promjene okoliša, u prvom redu zajednice koralja, tropske šume, smatraju se vrlo podložnima, dok se najotpornijima smatraju sustavi koji su bili na rubu katastrofe. Zajednice koje žive u plićoj vodi gdje dolazi do izmjene plime i oseke i stalnih turbulencija mnogo su otpornije na iznenadne promjene od dubokomorskih zajednica, gdje su uvjeti više-manje stabilni. Uzimani su uzorci iz obje regije te su tretirane kemikalijama u laboratoriju. Vrste iz pliće vode pokazale su veću otpornost na kemikalije (Rapport i sur., 1985). Smatra se da se tijekom prilagodbe na jedan stresor može razviti otpornost na niz drugih stresora. Mehanizmi pomoću kojih ekološki sustav vrši prilagodbu mogu biti različiti. Jedan mehanizam podrazumjeva otklanjanje vrste osjetljive na određeni stres i zamjenu te vrste vrstom slične uloge koja je otpornija. Na ovaj način održava se razina cirkulacije nutrijenata u ekološkom sustavu. Drugi mehanizam koristi vanjske biogeokemijske povratne petlje. Ovaj mehanizam podrazumjeva pretvaranje toksičnih tvari u manje štetne spojeve kako bi se smanjio njihov utjecaj na ekološki sustav. Na primjer vezanje teških metala u tlo, pretvaranje plinovitog sumporovog dioksida u sulfate. Kao dio odgovora na stres može doći do povećane respiracije kako bi se raspršio višak energije nastao eutrofijom. Prisustvo stresa u tom slučaju može se primjetiti nesrazmjerom utroška energije i biomase.

3) Slom ekoloških sustava – ako je u ekološkom sustavu prisutno više stresora, svaki od njih u pravilu snižava otpornost ekološkog sustava na drugi stresor. Tada ekološki sustav postaje iznimno ranjiv i prijeti mu slom[1]. U rijetkim slučajevima pojedini stresori djeluju antagonistički. Isto tako ako je ekološki sustav često izložen istom stresu može doći do zamora, koji isto dovodi do sloma ekološkog sustava. Primjer zamora je stalno krčenje šuma u Sjevernoj Irskoj. Tijekom višestrukog značajno je smanjen stupanj obnavljanja šume.

Istraživanje koje obuhvaća sve tri faze ogovora na stres rađeno je na priobalnim ribama. U prvoj fazi došlo je do brzog povećanja broja novih vrsta i vrsta općenito. U drugoj fazi dolazak novih vrsta se izjednačio sa smanjenjem prijašnjih. U trećoj fazi ponovno dolazi do velikog porasta novih vrsta i time do promjene sastava zajednice, što rezultira nastankom novog ekološkog sustava (Rapport i sur., 1985).

[1] Slom označava prisilnu transformaciju ekološkog sustava.

3. Zaključak

Životinje, jednako kao i cijeli ekološki sustavi, pod neprestanim su utjecajem različitih promjena koje se na njima mogu štetno ili pozitivno odraziti. Kako im utjecaj stresa ne bi trajno naštetio razvile su različite načine odgovora na stres. Složeni neuroendokrini sustavi imaju veliku ulogu u regulaciji rada metabolizma tijekom stresa i njegovog što bržeg vraćanja u stanje ravnoteže. Kod neuroendokrine reakcije najveću ulogu ima HPA sustav. On sudjeluje u proizvodnji, oslobađanju i regulaciji mnogih hormona koji djeluju i na druge endokrine žlijezde, te time doprinosi održanju homeostaze organizma. Ukoliko je stres kratkotrajan, životinja se pomoću ovih mehanizama od njega lako oporavi. Slično je i sa ekološkim sustavima. Oni, slično životinjama, posjeduju svoje mehanizme oporavka. Problem nastaje kod dugotrajnijeg izlaganja stresu koje može dovesti do trajnih poremećaja metabolizma ili kraha ekološkog sustava. Iz tog razloga životinje moraju biti sposobne brzo djelovati, pri čemu im pomažu prije navedeni mehanizmi.

Čovjek, istražujući različito ponašanje životinja tijekom stresa i promjenu u metaboličkoj aktivnosti, pokušava otkriti različite stresore koji uzrokuju određena stanja, i načine na koje bi takav stres umanjio. Problem pri otkrivanju pojedinih stresora očituje se u tome što je teško izolirati pojedini stresor, pogotovo u nekontroliranim vanlaboratorijskim uvjetima. Dodatni problem je taj što različiti stresori međudjeluju jedan sa drugim, pa ih je teško odvojeno istraživati. Kada bi uspjeli odrediti točan utjecaj pojedinih stresora na životinje i ekološke sustave, mogli bi sprječiti njihovo štetno djelovanje, ili iskoristiti pozitivno i time pripomoći održanju kvalitetnog života i stabilnosti ekoloških sustava.

4. Literatura

Barton, B. A. and Iwama, G. K. (1991). Physiological changes in fish from stress in aquaculture with emphasis on the response and effects of corticosteroids. *Annual Rev of Fish Diseases*. 1: 3-26.

Blecha, F. (2000). Immune System Response to Stress. U: Moberg, G. P. i Mench J. A. (ur.). *The Biology of Animal Stress: Basic Principles and Iplications for Animal wellfare*. New York i Wallingford: CABI Publishing. 111-121.

Jackson, J. B. C. (1972). The ecology of the molluscs of Thalassia communities, Jamaica, West Indies. II. Molluscan population variability along an enviromental stress gradient. *Marine Biology*. 14: 304-337.

Koolhas, J. M., Korte, S. M., De Boer, S. F.,Van Der Vegt, B.J.,Van Reenen, C.G.,Hopster, H., De Jong, I. C., Ruis, M. A. W. and Blokhuis, H.J. (1999). Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 23: 925-935.

Mason, W.A. (2000). Early Developmental Influences of Experience on Behaviour, Temperament and Stress. U: Moberg, G. P. and Mench J. A. (ur.). *The Biology of Animal Stress: Basic Principles and Iplications for Animal wellfare*. New York i Wallingford: CABI Publishing. 269-290.

Matteri, R.L., Carrol, J.A. and Dyer, C.J. (2000). Neuroendocrine Responses to Stress. U: Moberg, G. P. i Mench J. A. (ur.). *The Biology of Animal Stress: Basic Principles and Iplications for Animal wellfare*. New York i Wallingford: CABI Publishing. 43-76.

Moberg, G. P. (2000). Biological Response to Stress. U: Moberg, G. P. i Mench J. A. (ur.). *The Biology of Animal Stress: Basic Principles and Iplications for Animal wellfare*. New York i Wallingford: CABI Publishing. 1-21.

Moore, I. T. i Jessop, Tim S. (2003). Stress, reproduction, and adrenocortical modulation in amphibians and reptiles. *Hormones and Behavior*. 43: 39-47.

Rapport, D. J., Regier, H. A. i Hutchinson, T. C. (1985). Ecosystem Behavior Under Stress. *The American Naturalist*. 125 (5): 617-640.

Rushen, J. (2000). Interpretation of Behavioural Responses. U: Moberg, G. P. i Mench J. A. (ur.). *The Biology of Animal Stress: Basic Principles and Iplications for Animal wellfare*. New York i Wallingford: CABI Publishing. str. 23-42.

Selye, H. (1939) The effect of adaptation to various damaging agents in the female sex organs in the rat. *Endocrinology*. 25: 615–624.

Siegel, H. S. (1980). Physiological Stress in Birds. *BioScience*. 30 (8): 529-534.

Web izvori:

1. url - www.dagbladet.no/2012/01/02/nyheter/dyrenes_nyheter/innenriks/fiskedod/19632870/ (10.09.2015.)
2. url - http://labmed.ascpjournals.org/content/42/1/41/F3.large.jpg (11.09.2015.)

3. url - http://www.thepaleomom.com/wp-content/uploads/2014/08/HPA_axis1.jpg (15.09.2015.)

4. url - https://embryology.med.unsw.edu.au/embryology/images/1/1f/HPT_axis.jpg (15.09.2015.)

5. url - https://www.nwcouncil.org/media/24136/fishpassage.jpg (15.09.2015.)