

# Stres i zachowanie się zwierząt dzikich – badania i interpretacje

Tadeusz Kaleta

z Katedry Genetyki i Ogólnej Hodowli Zwierząt Wydziału Nauk o Zwierzętach SGGW w Warszawie

## Co to jest stres?

Niewiele jest pojęć we współczesnej biologii, które podlegałyby takiemu zamieszaniu terminologicznemu jak stres. W codziennym użyciu, w stosunku do ludzi określenie to jest często używane do opisanego po prostu zdenerwowania lub silnego zaniepokojenia, a często również czynnika, które wywołuje te stany. Pojęcie stresu jest również w sposób bardzo różny stosowany przez badaczy, w tym, najbliższych mi, zajmujących się zachowaniem się zwierząt. Na przykład specjalistyczny słownik Barrows'a podaje trzy rozumienia stresu oraz przytacza kilka definicji leksykalnych zawartych w różnych wydaniach słowników oksfordzkich (1). Dlaczego tak się dzieje, stanie się jasne w dalszej części tego artykułu.

Na początku jednak warto powrócić do źródła, to jest do krótkiej historii badań nad stresem u zwierząt. Do obiegu myśli naukowej pojęcie to wprowadził kanadyjski uczoney Hans Selye w latach trzydziestych XX wieku. W jego ujęciu organizm żywy jest stale narażony na rozmaite (fizyczne i psychiczne, zewnętrzne i wewnętrzne) bodźce zaburzające homeostazę. Są to czynniki tak różne, jak niska lub wysoka temperatura otoczenia, hałas, zatrucie toksynami czy silne przeżycie emocjonalne. Zostały one nazwane przez Selyego stresorami. To pod ich wpływem kształtuje się w organizmie tzw. ogólny zespół przystosowawczy (general adaptation syndrome – GAS), nieswoisty, ale charakteryzujący się swoistą aktywnością neurohormonalną i w konsekwencji zmianami patologicznymi (jak np. powiększenie nadnerczy, zanik grasicy, owrodzenia w układzie pokarmowym). Zasadniczym wskaźnikiem reakcji

stresowej, czyli GAS, jest wzrost wyrzutu glikokortykosteroidów z kory nadnerczy. Zespół ten ma charakter reakcji adaptacyjno-obronnej, mającej trzy fazy – alarmową, przystosowania i wyczerpania. Przystosowanie w reakcji stresu opiera się na licznych komponentach fizjologicznych, jak uwolnienie glukozy z glikogenu zgromadzonego w wątrobie, wzmocnienie akcji serca i wzrost ciśnienia krwi oraz zahamowanie aktywności rozrodczej. Mobilizowane są środki obrony organizmu, jednak wysiłek ten stopniowo zużywa będące do dyspozycji zasoby energetyczne. Stres jest więc nieuchronnie związany z życiem, jest „zużyciem wskutek wszystkiego, co przytrafia się żywej istocie” (2).

Eksperymenty Hansa Selyego rozwiali i kontynuowali inni badacze. Dużą rolę odegrały wówczas obserwacje z zakresu psychologii i zachowania się zwierząt. Okazało się, że w wytworzeniu reakcji stresu ogromne znaczenie ma postrzeganie przez organizm sytuacji, czyli tak zwane poczucie kontroli. Silny stres powstaje wówczas, gdy następuje utrata poczucia kontroli, tj. zwierzę nie może przy pomocy własnej aktywności (zachowania się) uniknąć stresorów. To często sytuacja, której przyczyną są elementy nowości i nieprzewidywalności.

W jednym z klasycznych doświadczeń nad utratą kontroli szczur, który mógł zapobiec podrażnieniu prądem elektrycznym lub skrócić czas trwania drażnienia (dotykając pyszczkiem specjalny panel) wykazywał mniejsze owrodzenie przewodu pokarmowego niż inny osobnik, który takiej możliwości był pozbawiony (3). Brak poczucia kontroli można porównać w psychologii ludzkiej do przeświadczenia o całkowitej utracie wpływu na wyjście

## Stress and behavior in wild animals – investigations and interpretations

Kaleta T., Department of Genetics and Animal Breeding, Warsaw University of Life Sciences – SGGW

The aim of this article was to present an overview on the wild animals behavior under stress conditions. The influence of environmental factors like weather, predation and social life on the stress reaction and behavior of wild animals was discussed. The role of stress in evolution of animal species was also presented. Studies conducted in different groups of vertebrates showed that although hormonal and behavioral reactions were clearly recognizable, the complete description of stress was often ambiguous. For interpretation of animals behavior under stress conditions, the classical Selye's model and modern allostasis hypothesis were applied.

**Keywords:** animal stress, wildlife, weather, predation, social stress, allostasis.

z niepożądanego sytuacji. Nie ulega wątpliwości, że sytuacje tworzące poczucie utraty kontroli mogą nierzadko wystąpić także u zwierząt utrzymywanych i wykorzystywanych przez człowieka.

Dalsze badania wykazały, że istnieją w istocie dwa typy reakcji stresowej: czynna (typu atak-ucieczka) i bierna (zniechęcenie, depresja). Każda z nich charakteryzuje się innym profilem kontroli neurohormonalnej. W pierwszym wypadku wykazano pobudzenie aktywności ciała migdałowatego i rdzenia nadnerczy – wyrzut adrenaliny i noradrenaliny (tzw. oś sympato-adrenergiczna), w drugim – aktywność hipokampu i zwiększenie poziomu hormonów kory nadnerczy – kortykosteroidów (tzw. oś podwzórzowo-przysadkowo-nadnerczowa). Te dwa rodzaje reakcji stanowią jakby dwa style zmagania się organizmu z trudnymi i niebezpiecznymi sytuacjami, gdy musi zostać zaktywizowany system obronny. Niektórzy autorzy rozszerzają ten podział reakcji stresowej na ogólny sposób reagowania zwierzęcia w środowisku naturalnym. Typ proaktywny (zwierzę śmiałe i agresywne)

odpowiada w tym ujęciu reakcji czynnej, a reaktywny (zwierzę bojaźliwe, skłonne do wycofania) – biernej (4).

W późniejszych badaniach potwierdzona została teza Selyego o wszechobecności stresorów w życiu zwierząt i ludzi. Ale jednocześnie uwidoczniła się różnica, jeśli chodzi o konsekwencje, pomiędzy stresem krótkotrwałym (acute stress) a przewlekłym (chronic stress). Można powiedzieć bardzo ogólnie, że w trakcie reakcji stresowej te same środki obronne użyte na krótką metę dają pozytywny rezultat, natomiast w dłuższym czasie mogą przyczynić się do poważnych zaburzeń. Na przykład długotrwanie podwyższonego poziomu kortykosteroidów prowadzi do zmian w hipokampie, a w konsekwencji stwarza ryzyko na przykład u tupaia (lub wiewióreczników z rzędu Scandentia) powstania stanów psychopatologicznych (5). Stało się jasne, że permanentne mobilizowanie organizmu w reakcji stresowej staje się samo w sobie szkodliwe i powoduje następstwa chorobowe. Wpływ stresu na układ krążenia np. na krótko stymuluje pewien typ reakcji obronnej, przy działaniu długotrwałym jednak może prowadzić do nadciśnienia tętniczego. Ze względu na powiązanie ze sobą rozmaitych mechanizmów fizjologicznych stres może wpływać negatywnie nie tylko na zdrowotność, ale również choćby na rozród i odporność organizmów.

Wyszła na jaw również indywidualna zmienność w podatności na stres. Postrzeganie określonego bodźca jako stresora uzależnione jest bowiem od różnych czynników, takich jak gatunek zwierzęcia, odmiana, wiek, płeć itd. (6). Stres może zatem być traktowany jako czynnik naturalnej selekcji.

Wszystkie te cechy stresu ujawniły się już we wczesnej fazie doświadczalnej, kiedy to ze szczególnym upodobaniem badano rezultaty nadmiernego zagęszczenia populacji zwierząt. Tak na przykład swobodne rozmnażanie się jeleni sika (*Cervus nippon*) na jednej z niedużych wysp u wybrzeży Stanów Zjednoczonych doprowadziło w pewnym momencie do raptownego nasilenia się śmiertelności tych zwierząt. Sekcja martwych osobników wykazała silne powiększenie nadnerczy. Od tego momentu populacja ustabilizowała się na, jak się wydaje, optymalnym poziomie ilościowym i jakościowym (7).

Stres jest więc zjawiskiem wielowymiarowym, posiadającym swoje komponenty fizjologiczne i behawioralne. Nic dziwnego, że wąska definicja tego pojęcia jest niezmiernie trudna. Według jednego z badaczy, kto sądzi inaczej „ma albo wyolbrzymione ego, albo jest beźmiernie głupi, albo całkowicie szalony” (8). Dla pewnej liczby badaczy wciąż bliskie jest ujęcie Selyego: stres jest biologiczną odpowiedzią

wywołaną, kiedy osobnik postrzega zagrożenie dla homeostazy swojego organizmu (9). Inni specjaliści wybierają odmienne koncepcje i modele.

### Stres w środowisku naturalnym

Celem artykułu jest krótkie zaprezentowanie stresu jako swoistego mechanizmu występującego u zwierząt dziko żyjących. Zagadnienie to na ogół umyka uwadze szerokiej publiczności, ponieważ jej uwaga koncentruje się zwykle na długotrwałym stresie dotyczącym człowieka i zwierząt domowych. Przytaczane są więc zjawiska negatywnego wpływu środowiska sztucznego (w którym żyje człowiek i jego zwierzęta) na te organizmy.

Tymczasem zwierzęta dzikie funkcjonują według ewolucyjnie utrwalonych cykli życiowych: zdobywają pokarm, rozmnażają się, migrują, unikają drapieżników, przechodzą wylinkę. Wszystkie te formy aktywności obarczone są pewnym kosztem energetycznym i w związku z tym organizm wymaga określonych przygotowań. Na przykład, aby przystąpić do rozrodu organizm zwierzęcia musi być w odpowiedniej kondycji. Zwierzęta te są jednak także wystawione na działanie pewnych, nieoczekiwanych czynników środowiskowych, które mogą zaburzyć cykl życiowy. Takim wyzwaniem zwierzę musi stawić czoła, ale bywa, że na dłuższą metę przekracza to jego możliwości. Także w środowisku naturalnym stres może mieć charakter długotrwały i prowadzić do patologii.

Ilość takich nieprzewidywanych zagrożeń jest znaczna. Pomijając wpływ człowieka (który stanowi odrębną kategorię zagrożeń) można mówić o ryzyku dla zdrowia i życia związanych ze zmianą warunków pogodowych, atakiem ze strony drapieżnika, konfliktami z innymi osobnikami tego samego gatunku, pojawieniem się nieznanymi obiektów i innymi czynnikami (10). Zagrożenia kumulują się w pewnych fazach cyklu życiowego, np. w czasie migracji. Podwyższony poziom hormonów, wskazujący na stres, wykryto na przykład u odbywających migracje wiosenne niektórych ptaków (11). Nie ulega wątpliwości, że przechodzące do zbiornika wodnego w celach rozrodczych zwierzę styka się z nieznanymi obiektami, drapieżnikami i obcymi reprezentantami własnego gatunku. Taka reakcja zwierzęcia ma więc biologiczne uzasadnienie.

Należy pamiętać, że istnieje tu pewne subtelne rozróżnienie. Sama czynność związana z określoną fazą cyklu życiowego nie musi wiązać się ze stresem. Na przykład nie musi nim być sama migracja u ptaków, choć wiąże się ze znacznym wysiłkiem i kosztami energetycznymi, które ponosi organizm. Może być stresorem natomiast

nieoczekiwany i nieprzewidywany bardzo silny wiatr, który zmusza zwierzęta do czasowej zmiany kierunku lotu.

W krótkim przeglądzie ograniczę się jedynie do niektórych czynników środowiskowych niosących ze sobą ryzyko, na które zwierzęta dzikie powinny być jakoś przygotowane.

### Stres wywołany pogodą

Jednym z podstawowych czynników, które w środowisku naturalnym mogą działać jako stresor jest nieprzewidywalna zmiana warunków środowiskowych, które stwarzają raptowne zagrożenie dla organizmu. Burze, wichury, śnieżyce mogą być właśnie takim czynnikiem w strefach, gdzie klimat jest wyjątkowo niestabilny, a zmiany warunków pogodowych częste. Z kolei dla zwierząt zmiennoociemnych zagrożeniem mogą być po prostu nagłe i nieoczekiwane zmiany temperatury.

Jak dotąd, nie ma zbyt wielu badań ilustrujących takie zjawiska u zwierząt dzikich.

W literaturze opisano wpływ pogorszenia warunków pogodowych (np. w postaci burz) na zmiany fizjologiczne charakterystyczne dla stresu u kilku gatunków ptaków, takich, jak: junczo zwyczajny (*Junco hyemalis*), nurzec czarnoskrzydły (*Pelecanoides urinatrix*), poświerka zwyczajna (*Calcarius lapponicus*), pasówka białobrewa (*Zonotrichia leucophrys*), pasówka śpiewna (*Melospiza melodia*), czeczotka zwyczajna (*Carduelis flammea*) i śnieguła zwyczajna (*Plectrophenax nivalis*). U tych gatunków zaobserwowano znaczące podwyższenie poziomu kortykosteroidów w na ogół biologicznie ważnych okresach, np. u junczo w okresie zimy, u poświerki w czasie wysiadania jaj, a u pasówki białobrewy w trakcie odchovu piskląt (12). Inne badania przeprowadzone na trzech spośród wymienionych wyżej i gniazdujących w Arktyce gatunkach: poświerce, czeczotce i śniegule wykazały, że zmiany poziomu glikokortykosteroidów mieściły się w granicach zwykłej odpowiedzi fizjologicznej na warunki otoczenia. Znacznie silniejszy wpływ pogody na reakcję hormonalną uzyskano natomiast w okresie pierzenia się, procesu bardzo energochłonnego i biologicznie kosztownego (12). Badania koncentrowały się tu na fizjologicznym obciążeniu stresu, natomiast mniej miejsca poświęcano zachowaniu się.

Jedynym wyjątkiem była próba odpowiedzi na pytanie, czy stres pełni rolę mediatora w reakcjach behawioralnych na pogarszające się warunki pogodowe. Chodzi o to, jak reakcja hormonalna może wpłynąć na dalsze zachowanie się zwierząt. Wiadomo, że w wyniku stresu część ptaków opuszcza swoje tereny lęgowe.

Na przykład pasówka białobrewa przenosi się z górnych do dolnych partii gór Sierra Nevada w USA. Przeprowadzone badania wykazały, że podwyższony poziom glikokortykosteroidów opóźnia powrót tych ptaków na pierwotne tereny łąkowe. Natomiast w okresie dobrej pogody kortykosteroidy nasilają jedynie ruchliwość pasówek w obrębie ich terytoriów gniazdowania (13). Nieliczne badania prowadzono na zwierzętach zmiennocieplnych (gadach), zamieszkujących środowiska bardziej stabilne pod względem klimatycznym. W kilku wypadkach odnotowano zależność wzrostu poziomu kortykosteroidów od podnoszenia się temperatury środowiska (13).

Podsumowując, w wypadku wpływu zmian czynników pogodowych granica między fizjologiczną reakcją stresu a reakcją normalną, np. na zimno, może być, jak się wydaje, nieostra. W tego typu pracach istnieją też pewne problemy metodyczne i interpretacyjne, na opisywanie których nie ma tu miejsca. Wydaje się jednak, że kontynuacja badań nad stresem wywołanym nieoczekiwanymi zmianami pogody ma duże znaczenie. Wiele wskazuje bowiem na to, że gwałtowne zmiany pogodowe w różnych częściach świata mogą się nasilać wraz z globalnym ociepleniem.

### Stres wywołany przez drapieżnika

Drapieżnictwo jest jedną z podstawowych strategii zdobywania pokarmu przez zwierzęta i spotykane jest we wszystkich głównych grupach taksonomicznych. Zagrożenie ze strony drapieżników jest więc czynnikiem, z którym muszą się konfrontować liczne organizmy. Gatunki, których osobniki padają ofiarą drapieżnika wykształciły zróżnicowane i często złożone sposoby obrony. Niektóre z nich, jak się wydaje najbardziej podstawowe, polegają na zniechęceniu i „byciu niewidzialnym”. Inne sposoby obrony związane są z zachowaniem czujności, aktywną reakcją ucieczki bądź walki i specjalnymi strategiami, takimi jak np. stosowanie jako repelentów substancji chemicznych czy udawanie śmierci (14).

Można sądzić, że przynajmniej u kręgowców wyczuwana obecność drapieżnika wywołuje stres modyfikujący zachowanie ofiary. Inaczej mówiąc, drapieżnik wpływa na procesy podejmowania decyzji przez ofiarę. Konsekwencje tego oddziaływania można postrzegać w krótszym i dłuższym odcinku czasu. W pierwszym przypadku następuje na przykład zmiana użytkowania przestrzeni lub wzorca aktywności dobowej przez potencjalną ofiarę, by uniknąć spotkania z drapieżnikiem. W drugim może wystąpić zahamowanie jej aktywności rozrodczej (10). Te ostatnie przypadki

dość często można obserwować u różnych gatunków gryzoni, mających styczność z zapachem drapieżnika (15).

Jednak zależności pomiędzy stresem a następującym zachowaniem potencjalnej ofiary nie zawsze są tak proste. Mimo odczuwanego strachu przed drapieżnikiem, ofiara często musi ponieść ryzyko spotkania z nim. Prawdopodobieństwo ataku ze strony drapieżnika może więc być włączone w proces podejmowania decyzji przez zwierzę. Niejednokrotnie za cenę osiągnięcia pewnych istotnych biologicznie korzyści określony osobnik może ponieść większe ryzyko (10). W ostatnim czasie wykonano wiele eksperymentów potwierdzających tę tezę. Przytoczmy tylko dwa. Susły Beldinga (*Spermophilus beldingi*) są gryzoniami społecznymi, żyjącymi w koloniach. Jak u wielu podobnych gatunków, zasadniczą rolę w zachowaniu antydrapieżniczym odgrywają u nich odgłosy alarmowe, wydawane przez osobnika ostrzegającego niebezpieczeństwo. Sygnały te wywołują u żerujących osobników reakcję ucieczki do nor. Okazało się, że susły głodne, z mniejszą masą ciała, w pewnym stopniu ignorują sygnały alarmowe, starając się maksymalnie przedłużyć żerowanie (16). Lasówka pstra (*Dendroica coronata*) należy do ptaków migrujących, które w okresie poprzedzającym wędrówkę muszą dysponować wystarczającą ilością zgromadzonej energii. Zaobserwowano, że po zetknięciu się z drapieżnikiem lasówki podejmowały żerowanie w krótszym czasie aniżeli osobniki grupy kontrolnej (będące w okresie poza migracją). Jest to o tyle interesujące, że ptaki z grupy pierwszej miały i tak zgromadzone większe zapasy energii niż te z drugiej (17). Tak więc, w wyżej wymienionych wypadkach głód zaburza homeostazę modyfikując w jakiś sposób ryzyko związane z zagrożeniem drapieżnikiem.

Jak się wydaje, ofiara w jakiś sposób dokonuje szacowania ryzyka ataku ze strony drapieżnika. Na przykład obserwowane reakcje myszokoczków (*Meriones unguiculatus*) w czasie żerowania wahały się od „ślepego zjadania pokarmu”, poprzez coraz intensywniejsze obserwacje otoczenia do utrzymywania przez cały czas czujności. W rezultacie reakcje te tworzyły continuum, swoisty „gradient obawy” (18). Jeśli przyjąć, że obawa ta jest cechą zmienną osobniczo, można zrozumieć, dlaczego reakcje zwierząt na stres ze strony drapieżnika mogą być tak bardzo elastyczne. Ponadto jednak nietrudno wyobrazić sobie także taką sytuację, że długotrwały stres, wynikający z częstego kontaktu z drapieżnikiem, może w ogóle zahamować proces podejmowania decyzji u ofiary.

Jak dotąd, niewiele jest badań dotyczących fizjologicznego podłoża stresu

u zwierzęcia zagrożonego przez drapieżnika, zwłaszcza w środowisku naturalnym. Jeden z wyjątków to podwyższenie poziomu kortykosteroidów zaobserwowano u zająca amerykańskiego (*Lepus americanus*; 18).

Ostatnio nowe światło na relacje drapieżnik–ofiara rzuciły interesujące wyniki badaczy japońskich (19). U myszy (*Mus musculus*) reakcję ucieczki wobec drapieżnika wywołuje jego zapach. Jednak nie jest to, jak sądzono do tej pory, reakcja wyuczona, lecz wrodzona. Genetyczna zmiana pewnych struktur opuszki węchowej u myszy powoduje zanik reakcji bojaźliwości wobec drapieżnika. Tą drogą można było uzyskać mysz, która nie bała się kota, nawet próbowała się z nim bawić. Można więc sądzić, że modulowanie zmian zachowania ofiary względem drapieżnika może być w naturze osiągnięta drogą spontanicznych zmian w programach genetycznych reakcji.

### Stres społeczny

Na ryzyko stresu społecznego zwracano uwagę dzięki wspomnianym eksperymentom dotyczącym zagęszczenia populacji. Można na określić jako stan zakłócenia homeostazy organizmu wywołany przez zachowania innych osobników należących do tego samego gatunku. Dochodzi do niego w różnych sytuacjach, takich jak konflikt o charakterze terytorialnym czy rywalizacja w ramach hierarchii. W pierwszym przypadku bezpośrednią przyczyną stresu jest porażka w konfrontacji, w drugim – nawet samo tylko zagrożenie ze strony osobnika dominującego. Należy dodać, że konflikty wewnątrzgatunkowe są nieuchronne ze względu na ograniczoną zasobów (np. pokarmu) i konieczność rywalizacji o nie. Zwycięstwo albo porażka mają ważne znaczenie dla kondycji psychofizycznej zwierzęcia i mogą mieć konsekwencje dla dalszego zachowania zwierzęcia i dla jego ogólnej kondycji.

Ze względu na specyficzne warunki życia i pracy w cywilizacji ludzkiej wydaje się, że stres społeczny może często występować u człowieka i być przyczyną groźnych chorób. Stąd obserwowany u zwierząt uchodzi za dobry model zaburzeń występujących u ludzi (20).

Do zobrazowania stresu społecznego, na początku w kontekście terytorialnym, podam jako przykład tupaję ranguńską (*Tupaia belangeri*), jeden z gatunków tupai (wiewióreczników). Te interesujące ssaki z Azji Południowo-Wschodniej były niegdyś uznawane za najprymitywniejsze naczelnne, jednak obecnie klasyfikowane są w odrębnej grupie systematycznej (rząd Scadentia). Tupaje w naturze żyją parami na terytoriach i bronią je, a napastnicy

atakują obce osobniki tej samej płci. Podobnie zachowują się w warunkach laboratoryjnych, gdzie zaciekle nękać intruzów i pokonują ich dość szybko. Zwycięski właściciel terytorium natychmiast traci zainteresowanie pokonanym. Ten ostatni wykazuje natomiast silne objawy strachu, traci aktywność i zwykle ginie w ciągu kilku dni. Doświadczalnie udowodniono, że śmierć wywołana jest prawdopodobnie nieustannym wystawieniem osobnika pokonanego na obecność zwycięzcy. W porównaniu z warunkami naturalnymi była więc to sytuacja sztuczna (3). Pokonane osobniki wykazywały charakterystyczne symptomy fizjologiczne. Miały aż sześciokrotnie podwyższony poziom kortykosteroidów w stosunku do wartości bazowej, o 40% obniżony poziom hormonów tarczycy, a testosteronu o 10%. U samców zaobserwowano kompletne zahamowanie spermatogenezy oraz znaczną immunosupresję. Część osobników padła z powodu mocznicy, jednak były prawdopodobnie także inne przyczyny upadków tupa (3).

U zwierząt tych można było też obserwować stres o podłożu hierarchicznym, wynikający ze stałego sąsiedztwa dominanta. W innych doświadczeniach, kiedy dwa nieznanne sobie osobniki tupa umieszczano w jednej klatce, wykształcała się między nimi zależność dominacja – podporządkowanie. Skutek przebywania w sąsiedztwie dominanta był dla osobnika podporządkowanego jak uprzednio fatalny, choć był on w stanie przeżyć dłużej. W organizmach obydwóch osobników obserwowano wzrost poziomu hormonów stresu, jednak u dominanta szybko powracał on do poziomu bazowego. Oprócz zmian hormonalnych, stwierdzono wzrost masy ciała u dominanta, a jej obniżenie u osobnika podporządkowanego (3).

Tupaje nie są jednak dobrym modelem dla konfliktów, które powstają wraz z kształtowaniem się hierarchii grupowej. Przydatne są tutaj zwierzęta żyjące w bardziej złożonych społecznościach. Badania prowadzone na specjalnie sformowanych grupach typowych gryzoni laboratoryjnych i na różnych gatunkach naczelnych wykazały, że stres społeczny wywiera znaczący wpływ nie tylko na wskaźniki fizjologiczne i behawioralne rywalizujących zwierząt, ale nawet na zmiany morfologiczne neuronów i określonych struktur mózgu (20). Generalnie wpływ ten bardziej zaznacza się u osobników podporządkowanych niż u dominantów. Niektóre wskaźniki ilustrujące konsekwencje stresu społecznego u gryzoni i naczelnych przedstawiono w tabeli 1. O ile jednak w wielu badaniach widać, iż poziom kortykosteroidów był wyższy u osobników podporządkowanych, to, jak się okazuje, różnice te w pewnych sytuacjach mogą zostać

zniwelowane. Na przykład w grupie pawianów anubisów (*Papio anubis*) obserwowanych w warunkach naturalnych okres niestabilności i wzmożonej rywalizacji samców w grupie spowodował, że także świeżo wyłonieni dominanci mieli podwyższony poziom kortykosteroidów (21). Inne badania na gryzoniach pokazują, że szczególnie dolegliwy wydaje się taki stres społeczny, w wyniku którego zwierzę traci zasoby, terytorium albo pozycję dominanta (3). W przypadku wspomnianych już pawianów anubisów dyskomfort samca wynikający ze stresu był większy, jeśli rzucił mu wyzwanie osobnik stojący niżej w hierarchii, niż w sytuacji, gdy groził mu dominant (22). W przypadku stresu społecznego u naczelnych, podobnie jak u tupa, osobnik przegrywający konfrontację często stawał się mniej aktywny i przyjmował bierną reakcję obronną.

Ten, jak się wydaje, dość uporządkowany obraz stresu społecznego w poważnym stopniu zakłócił Scott Creel (23). Badacz ten przeanalizował inne znane wyniki badania poziomu glikokortykoidów u kilkunastu gatunków zwierząt (ssaków i ptaków). Okazało się wówczas, że tam gdzie grupa wspólnie odchowujących potomstwo, takich jak np. wilk (*Canis lupus*), liska (*Lycan pictus*), mangusta karłowata (*Helogale parvula*), lemur katta (*Lemur catta* czy uistiti białożuch (*Callithrix jacchus*), poziom kortykosteroidów był wyższy u dominantów niż u osobników podporządkowanych. Z tego ustalenia płynie szereg interesujących wniosków. Po pierwsze, jak się wydaje, dominanci też ponoszą biologiczne koszty swojej uprzywilejowanej pozycji społecznej. Po drugie, jak wiadomo u większości wymienionych gatunków, stres poprzez zapach dominantki i działanie hormonów wywołuje supresję aktywności rozrodczej samic podporządkowanych (24). Jednak hormony, które blokują aktywność rozrodczą nie mogą być glikokortykosteroidami. Bowiem to właśnie samice dominujące wilka czy liska, wydając na świat potomstwo mają jednocześnie relatywnie wysoki poziom glikokortykosteroidów. Po trzecie, pytanie, co jest w tej sytuacji źródłem stresu dla dominantów, pozostaje tylko w sferze hipotez. Być może chodzi o częstsze branie udziału w konfliktach celem utrzymania swojej pozycji.

Życie w społeczności u zwierząt dzikich, szczególnie w przypadku gatunków tworzących złożone grupy, bywa zatem trudne zarówno dla osobników podporządkowanych, jak i dominujących. Trudności te mogą się nasilać u zwierząt trzymany przez człowieka, gdzie ograniczona przestrzeń klatki czy zagrody uniemożliwia uniknięcie wzajemnego kontaktu, a często go wręcz wymusza. Mimo wielu obserwacji, wydaje

się, że to zagadnienie badawcze ma przed sobą dużą przyszłość ze względu na problemy coraz bardziej popularnego chowu zwierząt dzikich.

## Reakcja stresowa jako mechanizm ewolucyjny?

Skutkiem długotrwałego stresu jest często choroba i śmierć. Ponieważ w reakcji tej ważną rolę odgrywają układy: autonomiczny i hormonalny, działanie stresora może doprowadzić do dysfunkcji i uszkodzeń niemal każdego układu organizmu. Śmiertelność przynajmniej w populacji ludzkiej i będąca konsekwencją stresu jest jednak w dużym stopniu spowodowana zaburzeniami układu krążenia (np. choroba niedokrwienna serca, nadciśnienie tętnicze, choroby naczyń mózgowych).

Istnieje hipoteza, że ta śmiertelność, jako ostateczna konsekwencja stresu w populacjach różnych gatunków, odgrywa rolę w regulacji wielkości i jakości populacji (25). Organizm w określonym wieku lub kondycji nie potrafi już efektywnie zaadaptować się do działającego bodźca i otrzymuje o tym fałszywą informację. W rezultacie następuje śmierć. W skali populacyjnej dzięki temu w sposób automatyczny usuwane są osobniki, które wyczerpały już swoją biologiczną rolę i stanowią obecnie zbędne „obciążenie ekologiczne”. Hipotezę tę potwierdzają niektóre badania dotyczące masowych śmierci w populacjach zwierzęcych. Tak na przykład u jedwabników morwowych (*Bombyx mori*) mniejsze osobniki spontanicznie giną, a liczebność populacji pozostaje na tym samym poziomie. Podobnie u łososi gorbuchy (*Oncorhynchus gorbusha*) w cztery lata po zakończeniu tarła ryby masowo padają, a ich rozkładające się szczątki stają się pokarmem dla następnych pokoleń. Co znamienne, szczegółowe badania pośmiertne gorbuchy wskazały jako przyczynę padnięć fakt zawału narządów wewnętrznych ryb (25). Stresorami w obu przypadkach były prawdopodobnie brak pokarmu i nadmierne zagęszczenie osobników.

W podobny sposób można interpretować psychologiczną, a ściślej osobowościowo uwarunkowaną skłonność u ludzi do występowania chorób serca. Już dawno Friedman i Rosenman zaproponowali hipotezę o typie osobowości „A” szczególnie predestynującą do schorzeń, takich jak zawał serca (26). Ludzie należący do tej grupy charakteryzują się trzema cechami: 1) aktywnością nastawioną na rywalizację, a jednocześnie nadmiernym samokrytycyzmem i brakiem satysfakcji z osiągnięć; 2) złym zarządzaniem czasem i ciągłym pośpiechem; 3) wysokim i często tłumionym poziomem złości i wrogości wobec innych. Według teorii o ewolucyjnej roli stresu, mielibyśmy

tu do czynienia ze swoistym mechanizmem eliminowania osobników mniej sprawnych i skutecznych w wykonywaniu życiowych zadań. Do obniżenia zdolności obronnych organizmu przyczynia się tu znacznie brak satysfakcji, który można porównać do informacji o obniżeniu się biologicznej wartości własnej osoby.

Hipoteza o ewolucyjnej roli stresu dobrze współgra z postulowaną, osobniczą zmiennością w podatności na stresory (9). Osobniki o większej wrażliwości, które interpretują więcej bodźców jako zagrożenie dla homeostazy i częściej ulegają reakcjom stresu mogłyby uchodzić za przedmiot doboru naturalnego w rozumieniu darwinowskim. Osobniki mniej wrażliwe byłyby bardziej odporne na szkodliwe konsekwencje reakcji stresu.

### Allostaza – nowa perspektywa dla zjawiska stresu

Od czasów Selyego stres interpretowano jako drastyczne zaburzenie homeostazy, której zakłócenie wywołują czynniki wewnętrzne i zewnętrzne. Jednak, jak można było zauważyć na podstawie wyżej wymienionych przykładów dotyczących zwierząt dzikich, tradycyjne pojmowanie stresu napotyka trudności interpretacyjne. Przede wszystkim zacięra się różnica pomiędzy reakcją stresu a normalną reakcją fizjologiczną. Tak np. wyraźnie podwyższony poziom kortykosteroidów na obniżanie się temperatury otoczenia może być wynikiem po prostu reakcji termoregulacyjnej, co precyzyjnie udokumentowano w badaniu gęsi gęgawy (*Anser anser*). W tym przypadku nie jest to więc reakcja stresu (27). Charakteryzując trudne okresy w cyklu życiowym zwierzęcia, nierzadko używa się pojęcie „stres” w tym właśnie kontekście. Tymczasem nie jest nim każdy energochłonny proces decydujący o przeżyciu zwierzęcia. Niesłuszne kwalifikowanie zbyt wielu reakcji jako stresowych powoduje, że pojęcie to traci sens.

Pewnej krytyce należy też poddać pojęcie homeostazy. Jej koncepcja wyjaśnia równowagę pomiędzy organizmem a środowiskiem, kiedy niezbędne jest utrzymanie pewnej **ulegającej nieznacznym zmianom** wartości parametru organizmu (np. temperatury ciała) i korygowanie odchyłń mechanizmami działającymi na zasadzie sprzężenia zwrotnego, np. poprzez spożywanie pokarmu i pocenie się. Obserwacja regulacji procesów życiowych pokazuje jednak, że dla wielu z nich homeostaza nie jest dobrym modelem wyjaśniającym. Tak np. ciśnienie krwi u zdrowego człowieka ulega w ciągu doby wahaniom o wiele większym niż wynikałoby to z teoretycznie zakładanych, regularnych odchyłń od średniej. Jest to spowodowane faktem,

**Tabela 1.** Wybrane wskaźniki stresu społecznego u gryzoni i naczelnych (za Tamashiro i wsp. 2005, zmodyfikowane)

Wskaźnik	Gryzonie*		Naczelne**	
Zachowanie ofensywne/agresywność	DOM	↑	DOM	↑
Zachowanie defensywne/podporządkowanie	POD	↑	POD	↑
Zachowanie rozrodcze	POD	↓	POD	↓
Bliski, bezkonfliktowy kontakt między osobnikami	POD	↓	POD	↓
Masa nadnerczy	DOM POD	↑	POD	↑
Masa tarczycy	DOM POD	↓	POD	↓
Masa śledziony	POD	↓	brak danych	
Masa jąder	POD	↓	brak danych	
Kortykosteroidy	DOM	↑	POD	↑

DOM – dominant, POD – osobnik podporządkowany,

\* Gryzonie – mysz domowa (*Mus musculus*) i szczur wędrowny (*Rattus norvegicus*);

\*\* Naczelne – Sajmiri (*Saimiri sciurus*), koczokodan zielony (*Chlorocebus aetiops*), makak jawański (*Macaca fascicularis*), rezus (*Macaca mulatta*), pawian (*Papio spp.*)

iz organizm jest nie tylko mechanizmem automatycznie korygującym, ale na bazie uprzednich doświadczeń **przewiduje**, jaka wartość parametru będzie niezbędna w danym momencie. (28). Stąd, zamiast pojęcia homeostazy, postuluje się wprowadzenie innej koncepcji – allostazy. Można ją najkrócej określić jako „stałość w zmianie” lub „osiąganie stabilności poprzez zmianę” (29). W myśl tej teorii homeostaza odnosi się jedynie do bardzo ograniczonej liczby procesów życiowych, gdzie wymagane jest utrzymanie ściśle określonej wartości parametru (temperatura ciała, poziom glukozy we krwi, pH itp.). Allostaza wspomaga i uzupełnia ten proces, umożliwiając zachowanie względnej równowagi systemów życiowych, gdy warunki otoczenia ulegają zmianie, np. pogoda, hierarchia społeczna itd. W odróżnieniu od homeostazy, allostaza nie ma stałego punktu odniesienia. Punkt ten zmienia się w zależności od aktualnego zapotrzebowania organizmu. Jednak utrzymywanie allostazy zawsze wiąże się z określonym kosztem energetycznym, zwanym „obciążeniem allostatycznym” (allostatic load). Stres natomiast jest w tej sytuacji każdym czynnikiem (zdarzeniem) wpływającym na organizm i stwarzającym ryzyko zaburzenia równowagi cykli życiowych. Wywołuje on reakcje allostatyczną, czyli jest w istocie stresorem w starym rozumieniu Selyego.

Orkiestracja zmian allostatycznych odbywa się oczywiście dzięki hormonom, takim jak glikokortykosteroidy. Gdy wydzielanie hormonów trwa zbyt długo pod wpływem długotrwałego stresu lub gdy proces ten ulega rozregulowaniu, pojawia się „przeciążenie allostatyczne” z wszystkimi jego negatywnymi konsekwencjami. Powracając do przykładu z regulacją ciśnienia krwi, allostaza powoduje, że w czasie

aktywności dobowej człowieka ciśnienie waha się w szerokich granicach, dostosowując się do potrzeb. Jednak, gdy stresy wywołujące wzrost ciśnienia pojawiają się często, dochodzi do przeciążenia allostatycznego i w konsekwencji zmian, które wywołują miażdżycę naczyń (29). Takie właśnie zmiany stwierdzono również u dominującego samca makaka jawańskiego, w warunkach życia w grupie o niestabilnej hierarchii (30).

Koncepcja allostazy pozwala ominąć niektóre trudności płynące z tradycyjnej koncepcji stresu. Praktycznie znosi ona różnice pomiędzy reakcją stresową a normalną reakcją fizjologiczną. Różnicę, jak podkreśliłem wyżej, nieraz trudną do precyzyjnego wyznaczenia w tradycyjnym ujęciu. Ponieważ każda forma aktywności organizmu wiąże się z określonym kosztem, odpowiedź zwierzęcia na wpływ środowiska ma charakter continuum, w którym są reakcje mieszczące się w budżecie metabolicznym i te, nadmiernie obciążające. Koncepcja allostazy chyba dobrze nadaje się do opisanego wymienionych wyżej procesów adaptacji zwierząt dzikich i lepiej niż homeostaza opisuje ich dynamiczny charakter.

### Podsumowanie

Życie w środowisku naturalnym i sztucznym (stworzonym przez człowieka) wymaga podejmowania przez zwierzęta mniej czy bardziej kosztownych reakcji adaptacyjnych. Są one związane z normalnym życiem i wpływem przewidywalnych i nieprzewidywalnych czynników środowiskowych. Czasami koszt adaptacji jest zbyt wysoki, co ma liczne uwarunkowania osobnicze i sytuacyjne. Bez względu jednak jak interpretuje się stres, w sposób klasyczny

czy w oparciu o allostazę, należy go uznać za nieuniknioną konsekwencję wpływów środowiska. Dlatego zgadzam się z autorami, którzy krytykują w pojęciu dobrostanu zwierząt pomysł „uwolnienia ich od stresu” (31). Jest to program utopijny. W wyniku często losowych zdarzeń zaburzeniem równowagi procesów życiowych będą podlegały i zwierzęta domowe, i dzikie.

Tyle, że w drugim przypadku liczba badań reakcji na zagrożenia naturalne (wyłączając człowieka) jest zdecydowanie mniejsza. A szkoda, bo różnorodne zmiany w środowisku naturalnym następują dziś bardzo szybko i zdolność do skutecznej adaptacji będzie z pewnością wyznacznikiem składu gatunkowego fauny świata już w bliskiej przyszłości.

## Piśmiennictwo

- Burrows E.: *Animal Behavior Desk Reference*. CRC Press, Boca Raton, Ann Arbor, London, Tokyo, 1995, s. 527-528.
- Selye H.: *Stres życia*. PZWL, Warszawa 1960.
- Von Holst D.: The concept of stress and its relevance for animal behaviour. W: *Advances in the Study of Behaviour*, vol 27, A. Moller, M. Milinski, P. Slater (edit.), Academic Press, San Diego, London 1998, s. 1-109.
- Cockrem J: Conservation and behavioral neuroendocrinology. *Hormones and Behavior* 2005, **48**, 492-501.
- Fuchs E., Flugge G: Social stress in tree shrews. Effect on physiology, brain function and behavior of subordinate individuals. *Pharmacology and Biochemistry Behaviour* 2002, **73**, 247-258.
- Moberg G: Biological response to stress: key to assessment of animal well-being? W: *Animal Stress*, G. Moberg (edit.), American Physiological Society, Bethesda 1985, s. 27-50.
- Christian J., Davis D. Social and endocrine factors are integrated in the regulation of growth of mammalian populations. *Science* 1964, **146**, 1550-1560.
- Levine S: A definition of stress? W: *Animal Stress*, G. Moberg (edit.), American Physiological Society, Bethesda 1985, s. 51-70.
- Moberg G.: , Mensch J.: *The Biology of Animal Stress. Basic Principles and Implications to Animal Welfare*. CAB International, Wallingford 2000.
- Lima S: Stress and decision making under the risk of predation: recent developments from behavioral, reproductive and ecological perspectives. W: *Advances in the Study of Behaviour*; vol. 27, A. Moller, M. Milinski, P. Slater (edit.), Academic Press, San Diego, London 1998, s. 218-290.
- Newcomb –Homan R., Reed J., Romero L: Corticosterone concentrations in free living spotted salamanders (*Ambystoma maculatum*). *General and Comparative Endocrinology*, 2003, **130**, 165-171.
- Romero L., Reed M., Wingfield J: Effects of weather on corticosterone response in wild free-living passerine birds. *General and Comparative Endocrinology* 2000, **118**, 113-122.
- Breuner C., Hahn T: Integrating stress physiology, environmental change and behavior in free living sparrows. *Hormones and Behavior* 2003, **43**, 115-123.
- Morris D.: *Animalwatching. A Field Guide to Animal Behaviour*. Arrow Books, London, Melbourne, Sydney, Auckland, 1991.
- Ylonen H: Weasel (*Mustela nivalis*) suppress reproduction in the cycling bank vole *Clethrionomys glareolus*. *Oikos* 1989, **55**, 136-140.
- Bachman G: The effect of body condition of the trade-off between vigilance and foraging in Belding's ground squirrel. *Animal Behavior* 1993, **46**, 233-234.
- Moore F: Resumption of feeding under risk of predation. Effect of migratory condition. *Animal Behavior* 1995, **48**, 975-977.
- Kavaliers M., Choleris E: Antipredator responses and defensive behavior: ecological and ethological approaches for the neurosciences. *Neuroscience and Behavioral Review* 2001, **25**, 577-586.
- Kobayakawa K., Kobayakawa R., Matsumoto H., Oka Y., Imai T., Ikawa M., Okabe M., Ikeda T., Itoharu S., Kikusui T., Mori K., Sakano H: Innate versus learned odor processing in the mouse olfactory bulb. *Nature* 2007, **450**, 503-508.
- Tamashiro K., Nguyen M., Sakai R: Social stress; from rodents to primates. *Frontiers in Neuroendocrinology* 2005, **26**, 247-258.
- Sapolsky R: Sex, social status and reproductive physiology in free-living baboons. W: *Psychobiology of Reproductive Behavior*: Crews S. (edit.), Prentice Hall, Englewood Cliffs 1987, s. 291-322.
- Bartolomucci A., Palanza P., Sacerdote P., Panerai A., Sgoifo A., Dantzer R., Parmigiani S: Social factors and individual vulnerability to chronic stress. *Neuroscience and Behavioral Review* 2005, **29**, 67-81.
- Creel S: Social dominance and stress hormones. *Trends in Ecology & Evolution* 2007, **16**, 491-497.
- Wyatt T: *Pheromones and Animal Behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge 2003.
- Kitajew-Smyk L: *Psychologia stresu*. Ossolinum, Warszawa 1989.
- Friedman M., Rosenman R.: *Type A Behavior and Your Heart*. Knopf, New York 1974.
- Frigerio D., Dittami J., Mostl E., Kotrschal K: Exerted corticosterone metabolites co-vary with ambient temperature and air pressure in male Greylag geese (Anser anser). *General and Comparative Endocrinology* 2004, **137**, 29-36.
- Sterling P: Principles of allostasis: optimal design, predictive regulation, pathophysiology and rational therapeutics. W: Schulkin J. (edit.): *Allostasis, Homeostasis, and Cost of Adaptation*. Cambridge University Press, 2004. W: <http://retina.anatomy.upenn.edu/pdfiles/6277.pdf>
- McEwan B., Wingfield J.: The concept of allostasis in biology and biomedicine. *Hormones and Behavior* 2003, **43**, 2-15.
- Manuck S., Kaplan J., Adams M., Clarkson T: Studies of psychosocial influences on coronary artery atherosclerosis in cynomolgus monkey. *Health Psychology* 1995, **7**, 113-124.
- Korte S., Olivier B., Koolhaas J: A new animal welfare concept based on allostasis. *Physiology & Behavior* 2007, **92**, 422-428.

Prof. dr hab. Tadeusz Kaleta, Katedra Genetyki i Ogólnej Hodowli Zwierząt, Wydział Nauk o Zwierzętach SGGW, ul. Ciszewskiego 8, 02-786 Warszawa