

## МЕХАНИЗМИ ФИЗИОЛОШКИХ АДАПТАЦИЈА

Александар Иванц , Едхем Хасковић , Радослав Декић , Мирко Сарић

Природно-математички факултет, Сарајево, Змаја од Босне 33/35  
Природно-математички факултет, Бања Лука, Младена Стојановића 2  
Прва приватна угоститељска школа, Београд

### *Abstract*

**IVANC, A. , E. HASKOVIC , R. DEKIC , M. SARIC : DIFFERENT WAYS OF PHYSIOLOGICAL ADAPTATION.** *Skup 2: 59-79.* [ Faculty of Natural Sciences and Mathematics, Sarajevo, 33/35 Zmaja od Bosne Street; Faculty of Natural Sciences and Mathematics, Banja Luka, 2 Mladen Stojanovic Street].

Animals live in numerous different water and land biotops of the Earth. Their survival in many different and specific characteristics of particular locations where they live is enabled thanks to complex adaptation to the given conditions of the environment. They encompass adaptability to structures, functions and behaviour of animals, which make a compact unit, and define idioecology of species. Physiological, functional adaptations that are in the centre of current biological researches, because they provide an answer to the general question – how life is possible in specific conditions, and by what mechanisms the survival is enabled. Physiological adaptations are divided into three categories – acclimation, acclimatization and adaptation, in a more narrow sense of a word. To this, stress also needs to be added, as a "general adaptational syndrom" that increases chances for survival in unfavourable conditions. It helps to an animal to create specific adaptational mechanisms. Acclimations are physiological adaptations to changed conditions, in which one dominant factor of the surrounding is emphasized – temperature, salinity, partial oxygen pressure. Acclimatization designates complex physiological adaptations, as a response to the changes of a large number of factors characterising a surrounding. Those seasonal changes of the habitat in various periods of the year, or migratory, in which animals pass distances from one to another geographical locations. The nature of different physiological adaptations, including stress, their sense and importance of the survival of the animals, can be understood in a simplest way on particular chosen examples. This approach of conspicuous presenting makes understanding of physiological adaptations more simple, and in the form of a mosaic, fits specific regulations in a whole – adaptation of animals to the conditions of the surrounding.

**Key words:** physiological adaptations, acclimations, acclimatizations, stress.

### **Сажетак**

Животиње настањују безброј различитих водених и копнених биотопа планете Земље. Њихов опстанак у бескрајно варирајућим и специфичним карактеристикама појединих станишта омогућавају комплексне адаптације на дате услове средине. Оне обухватају прилагођеност структура, функција и понашања животиња, чине нераскидиву цјелину, и дефинишу идиокологију врсте. Физиолошке, функционалне, адаптације су у центру савремених биолошких истраживања, јер дају одговор на суштинско питање – како је живот могућ у одређеним условима и којим механизмима је опстанак обезбијеђен. Физиолошке адаптације се сврставају у три категорије – аклимације, аклиматизације и адаптације, у ужем смислу ријечи. Овоме треба додати још и стрес, као „општи адаптациони синдром“, који повећава изгледе за преживљавање у неповољним условима. Он помаже животињи да успостави специфичне адаптационе механизме. Аклимације су физиолошке адаптације на измијењене услове, у којима се доминантно испољава утицај једног фактора средине – температуре, салинитета, парцијалног притиска кисеоника.

Аклиматизација означава сложене физиолошке адаптације, као одговор на промјене читавог комплекса фактора средине. Такве су сезонске (циркануалне) промјене станишта у различитим периодима године, или миграторне, у којима животиње прелазе са једних у друга географска подручја. Природа различитих физиолошких адаптација, укључујући стрес, њихов смисао и значај за опстанак животиња, најлакше се поимају на конкретним одабраним примјерима. Овакав приступ сликовитог презентирања чини разумијевање физиолошких адаптација једноставнијим и, по принципу слагања мозаика, уклапа појединачне регулације у цјелину – адаптацију животиња на услове средине.

**Кључне ријечи:** физиолошке адаптације, аклимације, аклиматизације, стрес.

## УВОД

Постанак и опстанак живота на Земљи везан је за испуњавање два основна услова. Први је преживљавање (опстанак) у датим условима; други је размножавање, уз обезбјеђење континуитета датих особина.

Другим ријечима, опстанак живота везан је за опстанак индивидуе и опстанак врсте.

Да би индивидуа преживјела у датом станишту, њене структуралне и функционалне особине морају да буду у сагласности са условима који у њему владају.

Ове особине управо дефинишу карактеристике припадника појединих систематских категорија. Другим ријечима, групе се управо препознају по јединственим, њима карактеристичним својствима, која нису била присутна код удаљених предака од којих су се развили у току еволуције. Припадници групе имају заједнички еволутивни пут, и сличнији су међусобно него са припадницима других група.

Отуда се, код сваке од виших систематских категорија, уочава низ општих карактеристика, а код нижих, ужа специјализација унутар општег типа.

Тако су, посматрајући веома уопштено, птице прилагођене животу у ваздушној средини и летењу, а рибе животу у води и пливању, као начину кретања. Унутар сваке од ових систематских категорија, уочава се, опет, низ нижих категорија, које су више или мање специјализоване. Довољно је навести неколико редова класе птица, па да се то илуструје: нојеви (*Struthioniformes*), гуске (*Anseriformes*), грабљивице (*Falconiformes*), кокоши (*Galliformes*), пингвини (*Sphenisciformes*), чиопе (*Apodiformes*), голубови (*Columbiformes*), сове (*Strigiformes*), пјевнице (*Passeriformes*).

Свака од ових група прилагођена је одређеном начину живота. Већ сами њихови називи (нојеви, гуске, пингвини) изазивају асоцијације на особине које су карактеристичне за врсте одређене групе. Групе се међусобно толико разликују да је апсурдна и сама помисао да би се, рецимо, једна патка могла прилагодити на услове живота ноја.

Важно је уочити да се насљедно одређене адаптивне особине једне врсте односе на прилагођеност општим, просјечним, условима станишта - пингвини на живот у потпуности везан за хладна мора и приобаље јужне хемисфере, нојеви на онај у саванама. Међутим, унутар сваког од тих специфичних станишта, услови се стално мијењају, при чему се нека станишта одликују већом стабилношћу услова, а нека, опет, мањом. Генерално посматрајући, промјенљивост услова је правило, и карактеристична је за велику већину станишта.

Неке од тих промјена су изненадне, непредвидљиве и нагле. Друге су, пак, цикличног карактера, и правилно се понављају у одређеним временским интервалима. Тако је, појава предатора, паразита, наглог снижења температуре или, пак, олујне непогоде, у правилу непредвидљива и ненајављена. Смјена дана и ноћи, са промјенама

читавог комплекса фактора средине, или смјена сезона године, са још радикалнијим промјенама станишта, су цикличне појаве које се правилно понављају у одређеним временским интервалима.

У вези са оваквим особинама услова средине, код животиња се у току еволуције развијају двије основне категорије адаптација: адаптације на просјечне услове средине, и адаптације на промјенљивост услова средине.

Први тип адаптација обично се означава наследно фиксираним адаптивним особинама, које су карактеристичне за организме дате систематске категорије. Други тип адаптација, најчешће се у науци о еволуцији назива модификацијама или фенотипским промјенама. При томе се жели рећи да се при овим промјенама не мијења генотип, те да се повратком првобитних услова губе особине организма, које су настале као одговор на њихове промјене.

Важно је истаћи да је и могућност прилагођавања промјенама услова, такође, наследна особина, и карактеристична за дату врсту. Она се, у старијој литератури, означавају термином "норма реакције". Овим термином жели се истаћи да за сваку врсту постоје границе могућности реаговања на промјене услова, које су наследно одређене.

Према новијим истраживањима, разликују се двије зоне унутар овог дијапазона варирања фактора – границе толеранције и границе резистенције. Оне су диференциране на основу подношења варирања фактора од стране организма дате врсте. Границом толеранције означава се дијапазон варирања одређеног фактора, у којима животиња може да преживи. Уске зоне вриједности фактора, испод доње и изнад горње тачке толеранције, представљају границе резистенције. Ове вриједности датог фактора, организам издржава само краће вријеме. Уколико не може да избјегне њихово дјеловање, ускоро умире (Whiters, 1992).

У директној зависности од ових феномена, стоји и валенца врсте. Врсте са уским границама толеранције (малом реакционом нормом) имају уску еколошку валенцу, док врсте широких граница толеранције (велике реакционе норме) имају широку еколошку валенцу за дати фактор.

Прилагођавање промјенама услова средине обухвата како структуралне, тако и функционалне промјене. Оне, заједно, чине оно што називамо адаптивним промјенама, и представљају аспекте јединствене цјелине.

## ТИПОВИ ФИЗИОЛОШКИХ АДАПТАЦИЈА

Функционалне адаптације се врло често означавају термином "физиолошке адаптације". Посљедњих деценија, све више су предмет екофизиолошких проучавања, јер омогућавају разумијевање еколошких запажања, и рационално објашњавају животне појаве, које су доскора биле у сфери немогућег и невјероватног.

Унутар функционалних адаптација, може се уочити више типова. Једна, од врло често кориштених класификација функционалних адаптација, је она коју је дао Hart, 1962. године. Он, све адаптације дијели на:

1. Аклимације,
2. Аклиматизације и
3. Адаптације у ужем смислу ријечи.

### АКЛИМАЦИЈЕ

Под аклимацијом се подразумевају промјене у организму које настају као одговор на промјене, у којима је утицај једног од фактора изразито доминантан. Оне

имају за посљедицу боље подношење услова које карактеришу знатно измијењене вриједности датог фактора.

Добра илустрација аклимације јесте термичка аклимација хомеотермног организма. Сисар или птица, претходно изложени ниској температури, у току двије до три недјеље, много боље подносе излагање екстремној хладноћи него индивидуе исте врсте, које нису биле изложене таквом третману. Показало се да је ова њихова отпорност постигнута путем бар два механизма. Први је отпорност коже и периферних ткива на хладноћу, а друга је могућност повећане „non shivering“ термогенезе, када то услови захтијевају (Febbraio, 2001).

Аклимацију треба разликовати од терморегулације, у ужем смислу те ријечи - регулационих процеса који се дешавају непрекидно, и обезбјеђују очување сталности тјелесне температуре хомеотерама. У терморегулационе механизме спадају: очување централне температуре тијела, путем смањеног одавања топлоте са коже и периферних дијелова тијела, и брзим повећањем термогенезе. Прво се остварује вазоконстрикцијом крвних судова коже и периферних дијелова тијела, јежењем, кострешењем длаке и склупчавањем. У овим условима, код неаклимираних хомеотерама, брзо повећање термогенезе се остварује првенствено дрхтањем („shivering“ термогенеза).

Код људи се, излагање ниским температурама, манифестује хлађењем дисталних дијелова екстремитета, и неконтролисаним дрхтањем. Када снижење температуре коже и периферних органа угрози интегритет ткива, у терморегулационом одговору вазоконстрикцију замјењује вазодилатација и загријавање ових дијелова тијела. На тај начин се значајније снижава централна температура, уколико организм није у стању да обезбједи адекватан ниво термогенезе (Geor, McCutcheon, 1998).

Организам који се аклимирао, врши све те функције на једном вишем нивоу, и много успјешније од неаклимираног. Узмимо, опет, примјер човјека. То је особа која ради у пољу, на великој хладноћи, без рукавица. У почетку, његове руке су ледене, јер у њима долази до уобичајеног сужења крвних судова, чиме се обезбјеђује очување централне температуре тијела. Након вишенедјељног боравка у таквим условима, кожа његових руку је за неколико степени хладнија него када особа борави у зони термичке неутралности, али су ткива довољно снабђевена крвљу за неометано функционисање (Carlson, 1963; Geurters, Cheung 2005). Значајна је и промјена у субјективној процјени спољашње температуре. Особа више не осјећа хладноћу – није јој зима.

Тај нови квалитет односа према датом фактору је управо аклимација, а не регулација (Hart, 1962).

## **АКЛИМАТИЗАЦИЈА**

Аклиматизацијом се означава прилагођавање на комплексне промјене у средини. Такве су адаптације на различите сезоне или на различите географске регионе, који се међусобно разликују свеукупношћу фактора средине. Оне су сложеније од аклимација, и обухватају већи број функција и процеса. За илустрацију, нека послуже промјене које се јављају код птица, у току касног лета и ране јесени. Тада долази до промјене перјаног покрова, митарења, и интензивног храњења, чиме се омогућава стварање масних депоа. Њихова функција је и термоизолациона и енергетска. Посебно је добро изражена код барских и миграторних врста. Истовремено се у организму повећава и способност за интензивну термогенезу. Перјани, с једне, и масни поткожни слој, с друге стране, знатно смањују одавање топлоте. Метаболичка цијена ових адаптација мања је него она која би се платила за очување топлоте само хемијском терморегулацијом, термогенезом у јетри.

У аклиматизације се могу сврстати и прилагођавања специфичним, цикличним видовима промјена комплекса фактора. Цикличне промјене услова средине у тијесној су вези са биолошком ритмиком, једним од аспеката временске организације живота (Ivančić, 1978; 1994).

## БИОЛОШКИ РИТМОВИ

Биолошки ритмови су присутни код свих живих бића, код којих су вршена истраживања у том правцу, и на свим нивоима организације, од субцелуларног до организма и популација. Могу се дефинисати као ритмичке, предвидљиве осцилације свих биолошких варијабли - биохемијских, физиолошких, психолошких, етолошких, популационих.

Еклатантан примјер биолошке ритмике, на целуларном нивоу, је активност центара аутоматије срца. Интензитет различитих метаболичких процеса, такође, показује ритмички карактер. Правилну периодичност показује и понашање животиња, размножавање, као и активности на нивоу популација.

Дужина периода и фреквенца су безгранично различити код различитих ритмичких активности.

Тако је, зависно од врсте животиње, дужина периода код центара аутоматије срца (пејсмејкера) неколико десетина до неколико стотина милисекунди. Још мању дужину периода имају неки биохемијски процеси на нивоу ћелије. Са друге стране, постоје биолошки ритмови дугих периода – мјесец, година, више година.

На основу дужине периода, биолошки ритмови се могу сврстати у три категорије (Pavlović, 1983):

- циркадијани
- инфрадијани
- ултрадијани

### *Циркадијани ритмови*

Циркадијани ритмови имају период, чија дужина износи приближно 24 сата. Назив у преводу значи «приближно дневни». Због доминатног утицаја дневног и ноћног свјетлосног режима, дуго времена се називала никтохемералном ритмиком. Данас се овај термин још ријетко сусреће, као и назив двадестчетворчасовна ритмика (<http://universe-review> 2004).

Најлакше је уочљива ритмика у понашању и активности животиња у току дана и ноћи. Према томе се разликују три групе: диурналне, ноктурналне и крепускуларне.

Таб. 1. Ниво базалног метаболизма хомеотерама у току циркадијаног циклуса.  $\alpha$  = активна фаза;  $\rho$  = фаза мировања;  $M$  – маса, (Whiters, 1992)

Група	$\alpha$	$\rho$	$\alpha/\rho$
Сисари			
Примати	$285M^{0.51}$	$158M^{0.56}$	$1.80M^{0.05}$
Непримати	$402M^{0.53}$	$268M^{0.49}$	$1.50M^{0.04}$
Мали сисари	$143M^{0.61}$	$112M^{0.61}$	$1.28M^{0.00}$
Птице			
Пасерине	$190M^{0.70}$	$133M^{0.73}$	$1.23M^{0.03}$
Нонпасерине	$103M^{0.73}$	$81M^{0.73}$	$1.24M^{0.00}$

Диурналне су активне дању, а спавају ноћу, док је код ноктурналних обрнуто. Крепускуларне животиње су активне у прелазним периодима – у зору и сумрак.

У оквиру циркадијане ритмике, веома много је проучаван ниво активности животиња. У складу са нивоом активности, стоји и ниво базалног метаболизма код већине хомеотерама, птица и сисара.

Тако је у *αfazi* висина базалног метаболизма за 25 до 30 % већа него у *ρfazi*.

Зеба, *Fringilla coelebs*, показује добро изражен циркадијани ритам нивоа метаболизма, активности и храњења. Сви наведени параметри су већи у току свијетле фазе (L), а мањи у току тамне фазе (D).

У једном експерименту, мијењана је дужина свијетле и тамне фазе циклуса, или су животиње држане у констанним условима освјетљења, односно одсуства свјетлости.

Када је дужина свијетле и тамне фазе дана била једнака (L:D = 12:12), зебе су предосјећале «свитање» и унапријед подизале ниво метаболизма и активност. Такво нешто је могуће само код организама који посједују осјећај за вријеме, то јест, имају унутрашњи биолошки сат.

Потврда овоме је и излагање зеба условима сталног освјетљења, интензитета 14 luxа. У таквим условима, птице су задржале цикличне промјене активности, али је дужина периода скраћена на 22.9 сати.

То је у складу са понашањем спонтане («free running») циркадијане ритмике која није у вези са синхронизатором.

Aschoff је установио да је готово код свих диурналних кичмењака, дужина периода у континуираним условима освјетљења нешто краћа од 24 сата, а код ноктурналних, нешто дужа.

Ова појава означава се Aschoff-овим правилом (Whiters, 1992).

Биолошки смисао ритмике и мјерења времена биохемијским осцилаторима, може се правилно схватити једино када се резултати експерименталних истраживања пореде са посматрањима у природним условима. На тај начин, дошло се до низа констатација које показују биолошке ритмике и њену флексибилност у односу на услове средине и нишу врсте.

Сисари који настањују подземне тунеле, као и хербиворне врсте, које уносе материјал мале хранљиве вриједности, имају мале разлике у нивоу базалног метаболизма између *α* и *ρ* фазе, а често и немају стандардни циркадијани ритам понашања.

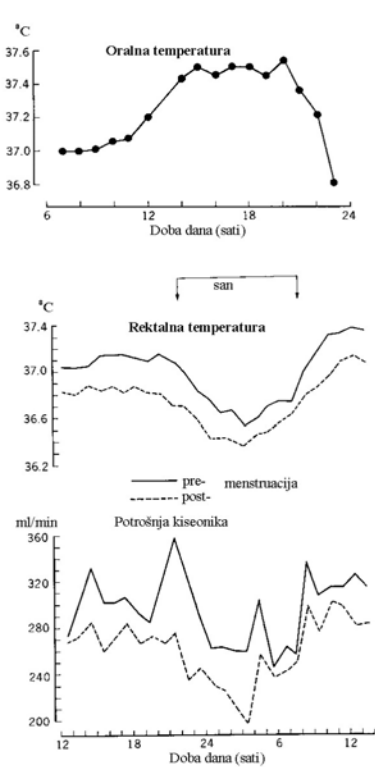
Исто тако и ровчице, које се хране током 24 сата, не показују значајније разлике у нивоу ноћног и дневног базалног метаболизма. Код ровчица је континуирано уношење хране у вези са малом масом и врло високом термогенезом, коју условљава однос масе тијела и површине.

Циркадијани сат, не само да омогућава усклађивање процеса у организму са стањем животне средине, него обезбјеђује организмима мјерење времена, и служи као часовник. Животиње „знају“ које је доба дана или ноћи, и понашају се на одговарајући начин, а њихови процеси се унапријед прилагођавају долазећим потребама и «планираним» активностима.

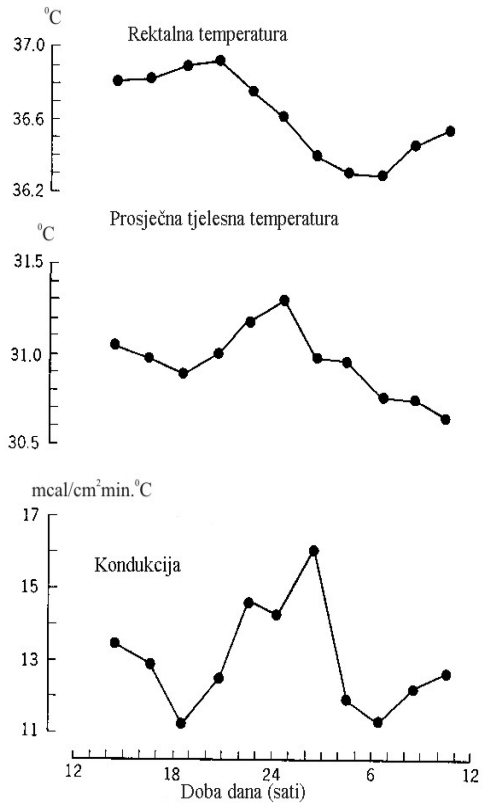
То има посебан значај код оријентације у простору – навигацији према сунцу, или констелацији звијезда ноћног неба. Положај сунца или звијезда, животиње користе да пронађу храну или своје гнијездо, а исто тако и да одреде правац пута у току миграција. Представа о добу дана или ноћи је предуслов за кориштење оваквих оријентира. Тако на сјеверној хемисфери, у свитање, сјевер лежи лијево од Сунца, а предвече, десно од њега. И у току ноћи, положај небеских тијела је различит у различитим периодима.

Код људи је најоучљивији ритам будног стања и сна. Међутим, и многи други лако мјерљиви физиолошки параметри показују јасну 24-часовну ритмику (Itoh i sar., 1972). Такви су :

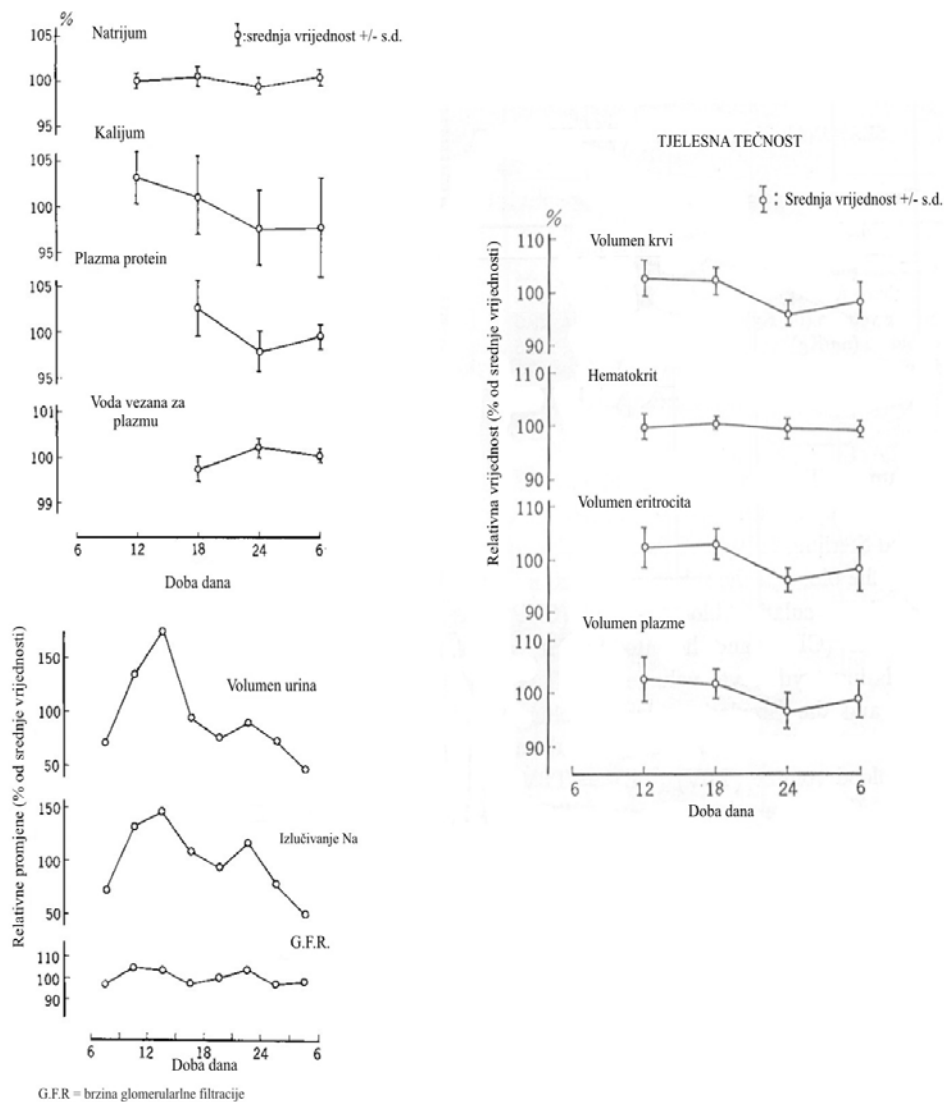
- температура тијела
- крвни притисак
- кардиоваскуларна и мишићна ефикасност
- покрети гастроинтестиналног тракта
- координација покрета тијела (Сл. 1-3)



Сл. 1. Циркадијани ритмови температуре тијела и потрошње кисеоника човјека



Сл. 2. Циркадијана ритмика регулације температуре тијела човјека.



Сл. 3. Циркадијана ритмика конституената плазме и екскреторне функције човјека

### **Инфрадијани ритмови**

Инфрадијани ритмови имају период дужи од 24 сата. Сврставају се у двије основне групе:

- циркалуарни и
- циркануални.

Примјер типичне циркалуарне ритмике је менструални циклус жена, чији период износи приближно 28 дана.



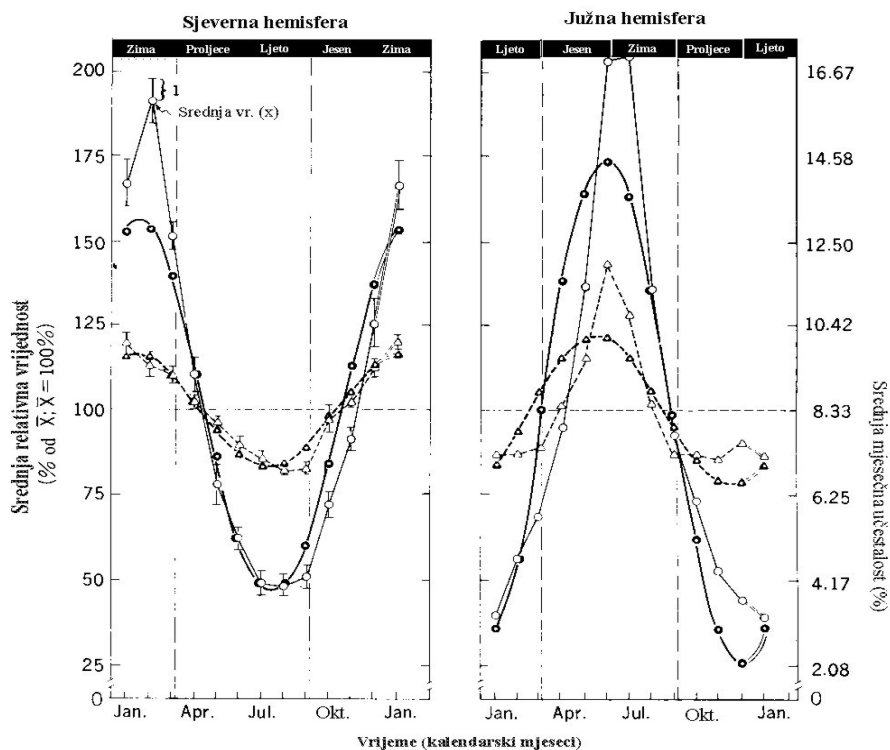
У циркануалне ритмове (Сл. 4) се сврставају све периодичне осцилације, које имају период дужине годину дана. Такви су репродуктивни циклуси многих животиња, миграторно понашање, митарење и лињање (<http://universe-review>, 2004).

У аклиматизације се могу сврстати и специфични видови прилагођавања промјени комплекса фактора, као што су торпидитет, хибернација и естивација хомеотерама. Пошто код њих долази до одступања од очувања сталности тјелесне температуре, то се оне, у новије вријеме, означавају хетеротермијом – промјенљивим режимом одржавања унутрашње термичке средине организма хомеотерама.

Ова врста физиолошких адаптација одликује се већим бројем веома специфичних биохемијских и физиолошких процеса, па ће бити још и посебно обрађена.

Хетеротермија је посебан вид аклиматизације терморегулаторних организама (хомеотерама). У себи интегрише све особине, типичне за аклиматизацију и ритмику.

Циркануални хронogram смртности проузрокован респираторним и крдиоваскуларним болестима



Smrtnost	Neslučajno	Simbol
Respiratorna	$\geq 1,4 \times 10^3$	—○—○*
Kardiovaskularna	$\geq 4,2 \times 10^3$	- -△- -△**

\*Približne vrijednosti u toku godine prikazane su cosinus krivom

Сл. 4. Циркануална ритмика смртности човјека.

Осим ове двије категорије, у инфрадијане ритмове спадају осцилације биолошких процеса, које имају дужину ритма од више дана, као што су репродуктивни циклуси многих врста животиња, те низ других биолошких појава.

### ***Ултрадијани ритмови***

У ултрадијане ритмове спадају сви они чији је период краћи од 24 сата. Њих има безброј, а дужина периода им изразито варира - од дијелова милесекуде до неколико сати.

Међу ултрадијаним ритмовима у животној средини, најпознатија је промјена у водостају мора и океана - плима и осека, и за њу везане ритмичке функција и понашања животиња. Чак постоји велика група организама различитих систематских категорија, који насељавају управо зону плиме и осеке. Код њих су сви процеси подређени овој појави, која радикално мијења услове станишта. Дужина периода «плимске» ритмичке износи 12.4 часа (<http://universe-review>, 2004).

У ултрадијане ритмове се убрајају и многи други, знатно краћег периода. Од физиолошких процеса ултрадијаног карактера најочљивија је срчана и респираторна ритмика.

### ***Ендогени и егзогени ритмови***

Биолошки ритмови се на основу своје природе дијеле на :

- ендogene и
- егзогене.

У ендogene се убрајају они који су генерисани унутар организма и остварују се и без утицаја промјена у животној средини. Називају се самоодрживим ритмовима (self-sustained), или «free-running».

Прве експерименте, који су потврдили постојање ендogene ритмичке, извео је 1729. године, Jean Jacques de Mairan. Он је уочио да хелиотропна биљка, која је ноћу скупљала листове, а дању се отвара, врши те исте покрете синхронизовано са свјетлосним режимом, и када је затворена и налази се у потпуном мраку. Биљка је у складу са властитим «сатом» «знала» када је ноћ, а када дан, те је лишће отвара само дању (<http://universe-review>, 2004).

Ендогени ритмови показују да жива бића посједују «часовнике», мјераче времена. Како је сваки сатни механизам, који је производ људских руку, увијек једна врста осцилатора – механичког, електричног, са тачно дефинисаном фреквенцом, периодом и амплитудом, то се претпоставило да и у живим организмима постоје неки типови осцилатора, који могу да мјере вријеме.

У организму су многи процеси цикличне природе, те је већ одавно изнесено мишљење да је «унутрашњи сат» биохемијске природе. Боље је казати да организми располажу многобројним биохемијским осцилаторима, веома различите дужине периода (B r a n d o n , 1995).

То је поуздано утврђено тек недавно, крајем деведесетих година прошлог вијека, за неке ритмове (<http://universe-review>, 2004).

Егзогеним ритмовима се означавају ритмичке појаве у организму, које су непосредно проузроковане ритмичким промјена услова животне средине, и које се не дешавају када те промјене изостану.

Битно је истаћи да и ендогени ритмови стоје под утицајем услова спољашње средине, и да се са њом усклађују.

Фактори спољашње средине, који утичу на «унутрашњи часовник», називају се синхронизаторима. У ове факторе, који координирају, усклађују унутрашњи ритам са ритмом услова станишта, спадају: свјетлост, температура и магнетно поље.

Пошто су ову појаву први описали њемачки научници, и даље се често означава ријечју «Zeitgeber»

Овдје треба разјаснити, да унутрашњи осцилатор има свој властити ритам када је изолован од синхронизатора, и налази се у стању независног осциловања. Период осцилатора, у оваквим је условима, нешто различит од периода у природним условима, када постоји утицај синхронизатора.

Циркадијана ритмика је много проучавана код људи и експерименталних животиња. Значајан напредак у упознавању рада «сатног механизма» пружила су истраживања на дрозофили.

Прво је 1971. откривен протеин PER, а потом, 1994. протеин TIM. Дошло се до сазнања да оба ова протеина стоје у вези са биохемијским осцилатором ћелије, и да сваки има специфичну функцију, те да је најважнији њихов комплекс.

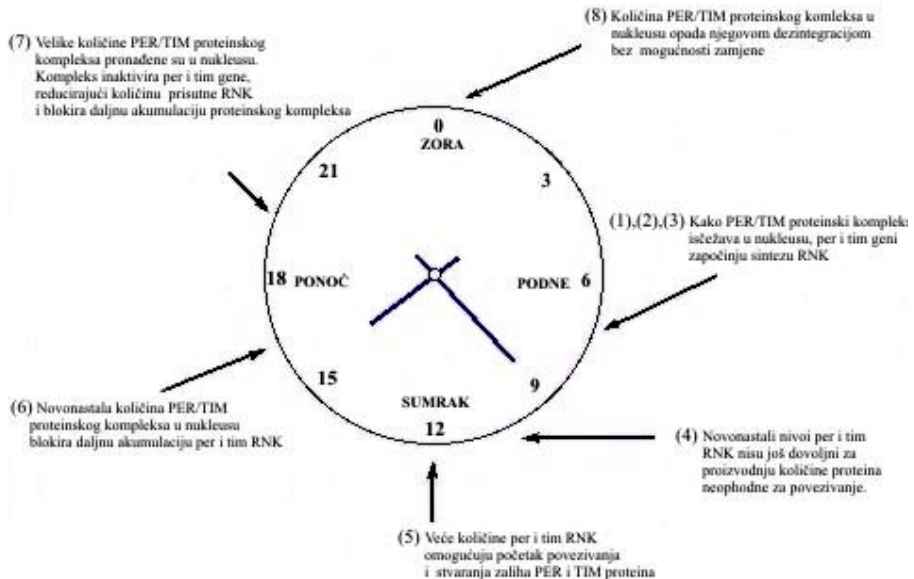
Називи су им дати према енглеским ријечима за бескрајан – timeless, и период – period.

Циклус почиње у једру, гдје се иницијаторни ген налази у активном стању, све док не буде блокиран.

Овај ген одговоран је за синтезу два протеина, названа «cycle» и «clock». Они сада творе комплекс и вежу се за Е-мјесто DNK једра, које је одговорно за синтезу PER и TIM протеина.

Долази до транскрипције одговарјућих mRNA, које одлазе у цитоплазму и покрећу транслацију и синтезу PER и TIM протеина.

У исто вријеме, један други ген, DBT, производи Double Tim protein, који дјелује као протеин киназа, и дестабилизује PER protein. DBT, међутим, није дјелотворан према TIM-PER комплексу. Синтеза протеина TIM блокирана је свјетлошћу, те га има мало у току свијетле фазе дана.



Сл. 6. Шематски приказ интрацелуларног биохемијског осцилатора дрозофиле

Усљед ових ограничавајућих фактора, концентрација TIM и PER протеина не може да достигне значајнију концентрацију у току свијетле фазе – дана.

У сумрак, концентрације ових протеина расту, и они граде комплексе.

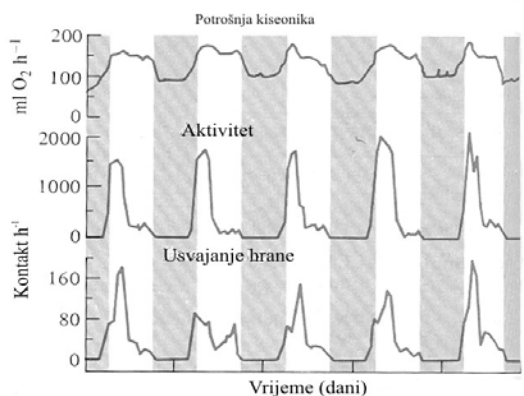
За разлику од појединачних протеина, комплекси имају конфигурацију, која им омогућава пролазак кроз једрову мембрану. У једру, комплекс се везује за иницијаторне гене и блокира их. Изостаје активација првог, «*cycle*», а тиме и другог, «*clock*» гена и покретање синтезе mRNK одговорних за синтезу PER и TIM протеина.

PER-TIM комплекс се, у току ноћи, постепено разграђује дејством одређених ензима, и иницијаторни гени се активирају.

На тај начин, читав циклус се поново покреће са стартне позиције.

Сигурно је да има још доста непознатих детаља у функционисању описаног осцилатора, и његовим утицајем на биохемијске и физиолошке појаве, које показују циркадијану ритмику.

Постоји безброј физиолошких феномена, који имају циркадијану ритмику. Они су утврђени код врста из веома различитих систематских група.



Дневни ритам потрошње кисеоника, активитет и усвајање хране код зебе (*Fringilla coelebs*) при изложеном циклусу светлост-тма

Сл. 7. Циркадијани ендогени ритам храњења и метаболичких параметара зебе.

Код кичмењака је, већ одавно, установљено да ритмичке појаве стоје у вези са функцијом епифизе, пинеалног органа.

Код нижих кичмењака (од циклостомата до рептила), она се налази смјештена у врху треће моздане коморе. Њен еволутивни развој полази од фотоосјетљивог органа – „трећег ока“, смјештеног на врху лобање нижих вертебрата. Оно још постоји код циклостомата и неких рептила.

Код виших кичмењака, пинеална жлијезда је спуштена дубоко у моздану масу, и лежи у близини церебелума.

Назив «пинеална жлијезда» или «пинеални орган» добила је по облику, јер подсјећа на шишарку бора.

Епифиза лучи хормон мелатонин, и сматра се изузетно важном за биолошку ритмику, поготову за усклађивање ендогене ритмике са свјетлосним синхронизаторима.

Ова активност стоји у вези са функцијом супрахиазматичког нуклеуса SCN хипоталамуса.

SCN је основни ендогени часовник кичмењака, који је одговоран за ритмичке појаве на нивоу цијелог организма.

О томе говоре и експерименти трансплантације дијелова SCN са једне индивидуе на другу. Ralph и cap. su 1990. године, показали да у оваквим случајевима реципијент преузима ритам донора.

То значи да постоји још безброј осцилатора у организму, који управљају неким појединачним процесима, а да SCN фунгира као централни биолошки сат кичмењака, који усклађује, синхронизује, различите ритмичке биохемијске и физиолошке процесе са циркадијаном ритмиком свјетлосног режима животне средине. Ретина има непосредну и посредну нервну везу са SCNom.

Код птица је показано да постоји екстраретинални утицај свјетлости на циркадијану ритмику. Код њих је, такође, показано да и епифиза посједује властити ендогени ритам.

SCN регулише циркадијану ритмику контролом лучења мелатонина од стране епифизе, и усклађује га са свјетлосним режимом. У току свијетле фазе, SCN кочи лучење, а у току тамне, стимулише га. Отуда је, секреција мелатонина већа ноћу, а мања дању.

Битно је, за друге врсте ритмике (цирканоалну), да је у току годишњег циклуса различит ниво мелатонина. У сезонама «кратког дана» има више мелатонина, него у сезонама «дугог дана» (Pavlović, 1983; Whithers, 1992).

#### АДАПТИВНА ХЕТЕРОТЕРМИЈА

Снижење централне температуре тијела означава се општим називом хипотермија. Постоји велики број помало конфузних термина, који се односе на различите облике хипотермије. Тако, хипотермија може да буде изазвана условима животне средине, или да представља резултат експерименталне експозиције.

Критеријум који одређује хипотермију сврстава у физиолошку адаптацију, јесте способност животиње да се спонтано буди, постигне нормалну температуру тијела, користећи ендогену производњу топлоте. При томе се топлота производи било shivering било non shivering термогенезом.

У адаптивну хипотермију спада неколико физиолошких феномена. То су торпидитет, хибернација и естивација.

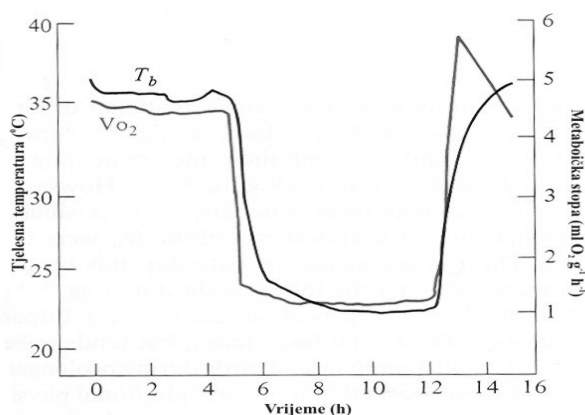
Торпидитет је изражена природна хипотермија која је праћена значајним снижењем интензитета метаболизма, фреквенце дисања, срца, као и изостанком моторне координације, и одговора на многе спољашње утицаје. На слици 5, приказан је типичан облик промјена тјелесне температуре код животиње - *Peromyscus maniculatus*, која у току дана има периоде еутермије и торпидитета.

За разлику од хомеотерама, изразито снижење нивоа метаболичких процеса, које је често код појкилотерама, назива се мировањем. Оно, такође, спада у природну хипотермију. Сусреће се код многих амфиба и рептила.

Хибернација је стање сезонски условљене хипотермије, коју можемо разумјети као торпидитет који дуго траје, и који се јавља као одговор на ниске зимске температуре и недостатак хране.

Понекад се, погрешно, израз хибернација употребљава за зимско мировање појкилотерама, које представља други тип физиолошког феномена.

Да би се избјегли ови неспоразуми, термин торпидитет треба употребљавати да би се под њим описало физиолошко стање везано за изражену хипотермију, када је температура тијела животиња мања од 30 °C. Сва остала стања, када се температура тијела доиста снижава, али је још увијек изнад 30 °C, сврставају се у благе хипотермије, а не и у једну врсту торпидитета (van Breukelen, Martin 2002).



Metabolička vrijednost i tjelesna temperatura kod pustinjskog miša za vrijeme trajanja tipičnog ciklusa torpora

### Сл. 5. Појава дневног торпидитета код *Peromyscus maniculatus*.

Естивација је специфично стање торпидитета, који изазива недостатак хране или воде, или и једног и другог, у току сезона које су карактерисане високим амбијенталним температурама. Неопходно је нагласити да се, физиолошки, он не може разликовати од торпидитета, изузев, по нешто већој централној температури тијела. Развој ових адаптивних механизма се најбоље види на безброју примјера, гдје се појављује оваква адаптивна физиолошка реакција на услове животне средине. Велики број птица и сисара, користи умјерену хипотермију као краткотрајни одговор на стрес ниске температуре. На примјер, тропске врсте рода *Manakus* и *Pipra* (мале passeriformes које се хране плодовима) имају нормалну централну температуру тијела 37.9 °C, док се код птица у гладовању појављује адаптивна хипотермија у току ноћи, када тјелесна температура пада на 27 °C. Ово, међутим, представља веома флексибилну реакцију, тако да снижавање централне температуре варира између 27 ° и 36 °, зависно од изражености неповољних услова средине (Whiters, 1992).

Хипотермија значајно редукује ниво метаболизма, на неких 58 % нормалних вриједности.

Неки сисари, такође, користе умјерену хипотермију, као одговор на хладноћу. Торбарски миш може имати умјерено снижење тјелесне температуре (до 5 °C) кад није активан, а налази се у умјереном или хладном окружењу.

Када се људи изложе ниским амбијенталним температурама, и температура тијела почиње да пада, наступа хипотермија. При томе shivering термогенеза престаје када се температура тијела спусти на 30 °C или до 32 °C, фибрилација срца наступа на 27-29 °C, а вентилација престаје када се температура тијела спусти на 23-27 °C, што доводи до смрти (Febbraio, 2001).

За разлику од човјека, значајан број врста сисара избјегава штете повезане са хипотермијом, производећи контролисано преусмјеравање на снижену температуру тијела. Овај физиолошки феномен означава се, као што је већ казано, термином торпидитет.

За разлику од хипотермије, редукација тјелесне температуре хибернатора није патолошко стање. Код дубоких хибернатора, ова адаптација је тако развијена да они могу да одржавају тјелесну температуру испод 0 °C, и до три седмице. Кључне карактеристике торпидитета укључују:

- изразиту редукацију интензитета метаболизма (до 1/100 нивоа базалног метаболизма)

- смањену фреквенцу срца и
- екстремно ниску тјелесну температуру.

Физиолошке консеквенце хибернације пружају “природан” модел за проучавање исхемије, атрофије мишића и костију, хипотермије, кетозе, терапије реципијента након трансплантације, гојазности, отказивања бубрега и срчане аритмогенезе.

Врсте из групе *Sciuridae*, које копају подземне ходнике, постале су модел организми за савремена лабораторијска истраживања молекуларне основе хибернације сисара (Grant, 2004). У природи, ове врсте показују јасан циркануални ритам репродукције, стварања масних резерви и хибернације. Циклус започиње у прољеће, у коме се дешава репродукција (долази до парења, гестације и рађања младунца). Младунци се брзо осамостаљују. Основни проблем њиховог успјешног преживљавања је постизање задовољавајуће масе тијела прије наступања зимских услова. Да би успјешно хибернирале све индивидуе, па и младунци, морају да се угоје толико да готово удвоструче масу тијела. У јесен, животиње копају дубоке ходнике у земљи, затварају их и остају у њима до наредног прољећа. За то вријеме, готово уопште не једу нити пију.

Ипак, хибернација није статичка. Састоји се из периода торпидитета и буђења. У току торпидитета, који траје непрекидно једну до двије недјеље, температура тијела се одржава у границама које су блиске нивоу амбијенталне температуре. Ови периоди се смјењују са кратким периодима (краћим од 24 сата) подизања централне температуре тијела на приближно 37 °С. Они се означавају периодичним буђењем. У поређењу са стањем ниске температуре, ови кратки повратци у стање еутермије троше огромну количину енергије.

Појава буђења и повратка у еутермију мора имати велик физиолошки смисао, или за ток саме хибернације, или за преживљавње животиње, јер би иначе наступање овог феномена било тешко објаснити у фази максималне штедне енергије и оскудице хране.

Загријавање се одвија врло брзо, често мање од 2 сата, док се повратак у торпидитет одвија спорије, и обично траје приближно један дан.

Хибернацију је могуће проучавати у контролисаним експерименталним условима, јер животиње задржавају овај ритам и у конфинацији.

Физиологија и екологија презимара је детаљно описана у низу радова. Насупрот томе, у овом прегледу желимо указати на дилему, да ли су и како, презимари, за разлику од других хомеотерама, јединствени по својој адаптираности на целуларном и молекуларном нивоу функционисања на ниским температурама. Постоји застрањивање, како код експерата, тако и код оних који се овом облашћу не баве, у заступању мишљења да биохемијски путеви хибернатора морају бити специфично адаптирани функционисању на ниским температурама (Yoshihide et al., 1997).

Испитивања, међутим, показују да хибернатори не посједују општу адаптацију одржавања процеса на молекуларном нивоу, и у току ниских температура, које њихово тијело има у току фаза торпидитета. Насупрот овом мишљењу, презимари дозвољавају редуковање биохемијских реакција у складу са нском температуром, а потом се, у фазама буђења опорављају од „биохемијског смрзавања“. У овом типу механизма, њихов јединствен начин адаптирања се, углавном, испољава у отпорности на оштећења, која може да изазове дуготрајна ниска температура, као и загријавања и хлађења тијела (Wickelgren, 1988).

Посљедњих година, добивени су јасни докази опште депресије неколико основних биохемијских процеса при ниским тјелесним температурама, и њиховој поновној активацији у току сваке фазе краткотрајног буђења, која се дешава између дугих фаза

торпидитета (Norman et al, 2005). Тако долази до заустављања диобе ћелија и њихове миграције у интестиналном епителијуму. Транслација протеина се, такође, драматично успорава у току торпидитета, а потпуно успоставља у периодима будног стања. Синтеза протеина у току хибернације, измијењена је, и на нивоу иницијације, и на нивоу елонгације. Иницијација прекида везу са елонгацијом када се температуре тијела у току уласка у торпидитет спусти до 18 °C. Могуће је да постоји активна супресија транслације путем регулације фосфорилације иницијалних фактора транслације, што се још мора потврдити код животиња, које улазе у торпидитет (van Breukelen, Martin, 2002).

Дуго година, медвједи нису сматрани правим презимарима. Правим, или дубоким хибернаторима, сматрани су сисари којима температура тијела драстично падне у току хибернације, као што су неке врсте породице Sciuridae (Nunes et al., 2005). Температура тијела хибернирајућих медвједа, међутим, задржава се изнад 31 °C, што је унутар одступања за 7 °C од њихове нормалне тјелесне температуре - 37.7° - 38.3 °C (Bagget, 1984). Ово омогућава медвједима да брже реагују на опасност од других хибернатора, чија температура може да буде мања од 4 °C, и који морају да се загрију прије него што су у стању да се брзо крећу (Bagget, 1984). Отуда, данас, многи истраживачи сматрају медвједе суперхибернаторима. Медвједи имају крзно, високо изолационих својстава, и повољан однос масе и површине (велика маса по јединици површине тијела), за разлику од малих хибернатора, те се стога топлота код њих споро губи, што им омогућава већи интензитет метаболизма за 50 – 60 % (Crowed, Rogers, 1981).

Фреквенца дисања у медвједа, у хибернацији се спусти са 6 -10 на 1 у 45 секунди. Број откуцаја срца спусти се са 40 – 50/min (колико имају у току љета) на 8 – 19/min. Сисари који имају ниску централну тјелесну температуру у току хибернације, као што су врсте вјеверица које имају подземне јазбине родова *Tamias u Spermophilys* (породица Sciuridae), морају да се буде сваких неколико дана да би подигле температуру тијела, кретале се, уринирале, и узеле храну из припремљених резерви (Rogers, 1981).

Гризли (*Ursus arctos horribilis*) и амерички црни медвјед (*Ursus americanys*), у току хибернације, у правилу не узимају храну, не пију, не врше дефекацију и не уринирају. Преживљавају захваљујући масним наслагама, формираним прије хибернације, у току љета и јесени (Koebel et al, 1991).

Крајњи продукти метаболизма, који се при томе производе, не одстрањују се, него се рециклирају. Уреа која настаје из метаболизма масти (фатална при високим концентрацијама) се разлаже, а настали азот користи у синтези аминокиселина и протеина (Jones et al., 1999). На тај начин, медвједи троше масно ткиво и истовремено повећавају мишићну масу (количину ткивних протеина) у току зимског сна, захваљујући рециклажи азота (Rogers, 1981; 1984; Tinker et al., 1998).

Некада се сматрало да прије завлачења у јазбине, у којима проводе зимски сан, медвједи једу велике количине тешко сварљиве биљне хране, богате целулозом, хемицелулозом, лигнином и пектином, и на тај начин напуне дигестивни тракт и створе чеп у анусу, како би сами себе спријечили да те јесени узимају још хране. Оваква маса, заиста, постоји у њиховом ректуму, али настаје у току хибернације (не прије), и састоји се од фецеса, десквамираних ћелија зида цријева, длаке и материјала којим је брлог прострт (Rogers, 1981). Дакле, медвједи, и у току хибернације, производе минималне количине фецеса, али не врше дефекацију (Rogers, 1981). Могуће је да овај ”чеп” спречава медвједе да обављају дефекацију у току хибернације у брлогу, пошто су фекални чепови нађени у брлогу или близини брлога медвједа који су тек изашли из хибернације (Rogers, 1981).



Некада је било раширено увјерење да медвједи, у току хибернације, узимају хранљиве материје сисањем шапа. Ова представа је, вјероватно, проистекла из посматрања медвједа, који у другој половини боравка у брлогу почињу да лижу шапе, чиме одстрањују одумрло отврдло ткиво (Rogers, 1977; Strathearn, Strathearn, 1987; Tietje, Ryff, 1980)). Сисање и лизање, очито, убрзавају формирање новог слоја јастучића шапа, тако да су медвједи спремни за ходање, када напусте брлог и траже храну.

Више физиолошких процеса, који су констатовани код медвједа у хибернацији, од значајног су интереса за хуману медицину. Тако, мобилизација масних наслага и кориштење масти у јетри и другим ткивима резултира порастом концентрације серумског холестерола на ниво који је два пута виши од оног који животиња има у току љета. Ова вриједност је два пута већа од нормалне вриједности холестерола у серуму човјека - 5 до 6 mmol/l (Bagget, 1984), па ипак, код медвједа није уочена појава артериосклерозе и жучног камена, који обично прате висок ниво холестерола у серуму. Јетра медвједа лучи једну супстанцу, која раствара жучни камен човјека, без оперативног захвата (Helgren et al., 1989; 1993).

Друга загонетка је да медвједи не губе коштану масу у току хибернације. Сви остали сисари, који мирују у току дужег временског периода, подлијежу остеопорози (Wickelgren, 1988). Када се открије овај физиолошки механизам, моћи ће се помоћи и људима који пате од слабења костију (остеопорозе).

#### **АДАПТАЦИЈЕ У УЖЕМ СМISЛУ РИЈЕЧИ**

Под адаптацијама, у ужем смислу ријечи, подразумевају се функционалне особине, које су карактеристичне за подврсту, врсту, или неку вишу систематску категорију са очитим адаптационим смислом у датим условима. Враћајући се, поново, утицају хладноће на човјека, наведимо примјер аустралијских урођеника и Индијанаца из Огњене Земље, код којих се уочавају специфични адаптациони механизми, својствени само њиховој раси. Аустралијски урођеници, у току спавања на отвореном у пустињским условима, гдје се температура ваздуха знатно спушта током ноћи, показују хлађење периферних дијелова тијела, уз очување централне температуре. Након буђења, успоставља се нормална висина температуре периферије тијела, без икаквих штетних посљедица. Индијанци из Огњене Земље имају, пак, веома развијену периферну циркулацију и, принципијелно, друкчије рјешавају овај проблем, одржавајући екстремитете стално топлим.

Истраживања код Ескимана и Инуита, показала су да имају виши ниво базалног метаболизма, што представља адаптацију на екстремну хладноћу у њиховом арктичком окружењу. Истраживања становника Сибира, показала су да аутохтони становници имају виши ниво метаболизма мировања од припадника руске националности, који настанују исте предјеле. Све указује да је овај особени метаболизам посљедица промјена у метаболизму тиреоидних хормона.

У исту групу физиолошких адаптација спадају и веома специфичне карактеристике риба антарктичких вода, из двије фамилије реда Perciformes: *Channichthyidae* и *Nototherniidae*, чије се станиште одликује веома стабилном температуром – у току цијеле године, само незнатно варира око средње вриједности од – 1.9 °C. До сада је потпуније проучена физиологија петнаест врста ове групе. Особине, које се прве запажају, су крв без еритроцита и хемоглобина. Отуда је њихова крв безбојна, па су својевремено називане “бјелокрве рибе” (white-blooded fish), док их, данас, најчешће означавамо енглеским именом “icefish” (Bargelloni et al., 1994).

То су једини кичмењаци, откривени до данас, код којих се кисеоник транспортује крвљу физички растворен у плазми, а не везан за хромопротеински носач. У вези с тим, стоји неколико физиолошких адаптација. Срце ових риба је, (у односу на величину тијела) знатно веће него код осталих телооста, што резултира четири до пет пута већим минутним волуменом. У складу с тим и запремина крви у циркулацији је четири пута већа. Њихова капиларна мрежа је такође особена. Капилари су великог дијаметра, те је отпор мањи, а брзина струјања већа.

За Channichthyidae је карактеристично присуство антифризинг гликопептида, чија концентрација износи 35 грама по 11 крви. Њихово антифризно дјеловање заснива се на термалном хистерезису. Захваљујући њиховом присуству, крв не мрзне све до  $-2^{\circ}\text{C}$ .

## СТРЕС

Осим физиолошких адаптација, наведених у Hartovoj класификацији, изузетан значај има један особен вид адаптација, који се појављује веома често, и који се у свакодневном животу много спомиње. То је стрес. Вјероватно звучи као грешка, али стрес је заиста један од адаптационих механизма. Одређену збрку у поимању стреса ствара термилошко поистовјеђивање стреса и стресора. Стрес је, међутим, реакција организма на дејство стресора. Стресор је, дакле, фактор (или фактори) који изазива стрес.

У прихватању стреса као адаптационе реакције, одређене сметње стварају и наша властита искуства. Процеси који се дешавају у току стреса у људском организму, најчешће се доживљавају као непријатни. Исто тако, исход стреса, поготово ако дуго траје, може да буде кобан по индивидуу. Ипак, да не постоји једна таква физиолошка адаптација у животињском свијету, утицај средине на организам био би при знатнијим промјенама услова изузетно неповољан.

Истраживањима стреса бавио се неколико деценија канадски физиолог мађарског поријекла Hans Selye, који је и предложио термин "stress" (Selye, 1976; [www.Stress/stress.html](http://www.Stress/stress.html), 2001). Он га је дефинисао прво као "syndrome produced by various nocious agents", а потом, као "general adaptation syndrome".

Selye пише: "Ми смо назвали овај синдром општим, јер могу да га изазову само они агенси који воде општем стању стреса (дјелујући на већи дио тијела) и са своје стране изазивају генерализоване, то јест системске заштитне појаве. Назвали смо га адаптациони, по томе што он доприноси стицању прилагођавања и одржавању таквог стања. Ми смо га назвали синдромом, због тога што су његове појединачне (посебне) манифестације координисане и, штавише, дијелом међусобно зависне".

Selye је уочио да се у пацова, изложених хладноћи, топлоти, инфекцији, трауми, или нервној иритацији, запажају готово истовјетне промјене. Ток тих промјена допушта да се издвоје три фазе :

1. алармна реакција
2. стање резистентности и
3. стање исцрпљености.

Све фазе јављају се само онда када је утицај стресора интензиван и дуготрајан. Често је дејство стресора, међутим, краткотрајно, па се запажа само једна или двије фазе.

Стрес престаје уколико организам успије да покрене специфичне адаптационе механизме.

Пре него што детаљније наведемо промјене, које се у организму дешавају као одговор на утицај стресора, кажимо да је стрес најлакше прихватити као адаптациону

реакцију, ако га схватимо као "одступницу", која организму даје времена да "се снађе", и "пронађе излаз из новонастале ситуације".

Стресор може да буде и унутрашњи и вањски фактор. Регистрација присуства стресора доспијева у хипоталамус који представља центар стрес реакције. Из њега нервним путем полазе импулси ка сржи надбубрежних жлијезда, а порталним крвотоком хипофизе отропни хормони (CRH = corticotropin releasing hormone) ка аденохипофизи, која одговара лучењем АСТН (адренкортикотропни хормон). На тај начин, хипоталамус одвојено утиче на активност сржи и активност коре надбубрежних жлијезда.

Срж секретира катехолаmine: адреналин и норадреналин (= епинефрин и норепинефрин), а кора глукокортикостероиде. Дјеловање ових хормона изазива низ промјена у организму, које омогућавају успјешније подношење неповољних утицаја стресора. Долази до испољавања ефеката хормона надбубрежних жлијезда, који карактеришу прву фазу, алармну реакцију.

Тако долази до:

- убрзаног рада срца,
- пораста минутног волумена срца,
- сужавања крвних судова у неким органима,
- пораста крвног притиска,
- гликогенолизе у јетри,
- липолизе у масном ткиву,
- повећања концентрације глукозе у крви (хипергликемије),
- повећања концентрације слободних масних киселина у крви,
- повећања концентрације натријума у крви,
- смањења броја циркулишућих лимфоцита,
- смањења броја циркулишућих базofilних и еозиноphilних гранулоцита,
- повећања броја циркулишућих мононуклеарних и полиморфонуклеарних фагоцита,
- повећања броја еритроцита и тромбоцита.

У овој првој фази стреса доминирају катаболички процеси, који обезбјеђују снабдијевање организма макроенергетским фосфатима. У имуном систему преовладавају фагоцитне ћелије, које, углавном, неспецифично инактивирају антиген. Читав организам је "стављен у стање приправности" и "повећане борбене готовости". Такво стање омогућава успјешније савладавање веома разноликих неповољних утицаја - од хладноће до патогених агенаса и механичких повреда. Уколико престане дејство стресора, или се наведеним реакцијама елиминише његов утицај, стрес се завршава овом фазом.

Када је дејство стресора дуготрајно, долази до успостављања неке врсте равнотеже, и наступа друга фаза, стање резистентности. У организму су све функције на једном вишем нивоу, али је већ успостављен нови "steady state" У оваквом стању, поново преовладавају анаболички процеси, и високе концентрације наведених материја у крви се нешто смањују. Организам је, ипак, у стању повећане активације. Ако дејство стресора не престане, ово се стање завршава било покретањем специфичних адаптационих механизма, било преласком у наредну фазу стреса.

У фази исцрпљености, активност надбубрежних жлијезда се смањује, и долази до њихове атрофије са свим ефектима хипофункције. Ова фаза се, по правилу, завршава смрћу јединке.

Ово су основне карактеристике стреса општег адаптационог синдрома, кога треба првенствено посматрати као престојавање функција и процеса у организму, што му омогућава успјешније одупирање негативном утицају стресора.

Стрес, међутим, обезбеђује само "одступницу", преживљавање у току периода покретања специфичних адаптационих механизма. Уколико се они, из било којих разлога, не успоставе, а дјеловање стресора не престане, исцрпљивање организма и, коначно, његова смрт су неминовни. Ово се, такође, дешава и у случају када се адаптациони механизми активирају, али је дјеловање фактора сувише великог интензитета, тако да превазилази адаптивност организма.

Стрес реакција има посебан ток када је проузрокована утицајем непознатог фактора. фактора средине са којим се организми дате врсте нису сусрели у току еволуције, и према коме нису још успостављени специфични адаптациони механизми. Ово је редовна појава у загађеној средини, у којој се организам сусреће са антропогеним полутантима, који су непознати у очуваној природи.

## ЛИТЕРАТУРА

- Bagget, J.A. (1984): Hibernation. *Science World*. 40(10): 8-11.
- Bargelloni, L., P.A. Ritchie, T. Patarnello, B. Battaglia, D.M. Lambert, A. Meyer (1994): Molecular evolution at subzero temperatures: Mitochondrial and nuclear phylogenies of fishes from Antarctica (suborder Notothenioidei), and the evolution of antifreeze glycoproteins. *Mol. Biol. Evol.*, 11:854–863.
- Brandon, N. B. (1995): **Adaptation and environment**. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Carlson, L. D. (1963): Temperature regulation and cold acclimation. *The Physiologist*, 2: 33-43
- Crowed, F.C. Jr., and J.J. Crowed. (1972): Grizzly bear prehibernation and denning activities as determined by radiotracking. *Wildl. Mongr.* 32. 25pp.
- Febbraio, M.A. (2001): Alterations in energy metabolism during exercise and heat stress, *Sports Med.* 31: 47–59.
- Geor, R.J., L. J. McCytcheon (1998): Thermoregulatory adaptations associated with training and heat acclimation. *Equine Pract.* 14: 97–120.
- Geyrter, C. L. M., S. Cheyng (2005): Local cold acclimation of the hand impairs thermal responses of the finger without improving hand neuromuscular function. *Acta Physiol Scand.*, 183: 117-124.
- Grant, P. J. (2004): Obesity, adipocytes and squirrels. *Diab Vasc Dis Res.* Oct;1(2):67.
- Hart, J. S., (1962): Seasonal acclimatization in four species of wild birds. *Physiol. Zool.*, 35 : 220-224.
- Hellgren, E. C., L. L. Rogers, U. S. Seal (1993): Serum chemistry and hematology of black bears: physiological indices of habitat quality or seasonal patterns? *J. Mamm.* 74(2):304-315
- Hellgren, E.C., M.R. Vayghan, R.L. Kirkpatrick (1989): Seasonal patterns in physiology and nutrition of black bears in Great Dismal Swamp, Virginia - North Carolina. *Canadian Journal of Zoology* 67:1837-1850.
- Horman S., Hyssain N., Dilworth S.M., Storey K.B., Rider M.H. (2005): Evaluation of the role of AMP-activated protein kinase and its downstream targets in mammalian hibernation. *Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol.* Dec;142 (4): 374-82..
- <http://universe-review> (2004): Multicellular organisms.
- Itoh, S., K. Ogata, H. Yoshimura – eds (1972): *Advances in climatic physiology*. Igakya Shoin LTD, Tokyo, Springer-Verlag, Berlin – Heidelberg – New York
- Ivanc, A., Maletin, S., Djukić, N., Pujin, V., Miljanović, B. (1994): Populations- und saisonmassige Schwankungen der Leukocytenzahl und des Differentialblutbildes der Aesche (*Thymallus thymallus* L.), 30. *Arbeitstagung der IAD, Zuoz - Engadin (Schweiz), Limnologische Berichte Donau 1994, Band I, Wissenschaftliche Kurzreferate* : 207-210.

- Ivanč, A., V.Pavlović, H. Kekić, O. Gvozdenović, N. Mijatović, K. Pejić (1978): Seasonal changes in concentrations of eel serum lipids. *Iugoslav. Physiol. Pharmacol. Acta*, 14, (1):95-96
- Jones, J.D., P. Burnett, P. Zollman (1999): The glyoxylate cycle: does it function in the dormant or active bear? *Comparative Biochemistry and Physiology B* 124:177- 179.
- Koebel, D.A., P.G. Miers, R.A. Nelson, and J.M. Steffen (1991): Biological changes in skeletal muscles of denning bears (*Ursus americanus*). *Comparative Biochemistry and Physiology B* 100:377-380.
- Nunes S, Pelz KM, Muecke EM, Holekamp KE, Zucker I. (2005): Plasma glucocorticoid concentrations and body mass in ground squirrels: Seasonal variation and circannual organization. *Gen Comp Endocrinol*. 5 Dec 14.
- Pavlović, V. (1993): *Biološka ritmika*. Svjetlost, Sarajevo
- Rogers, L.L. (1977): The ubiquitous American black bear. Pages 28-32 in *North American Big Game*. Boone and Crockett Club. Parker and Nesbitt (eds).
- Rogers, L. L. (1981): A bear in its lair. *Natural History Magazine*. 70 (10):64-70.
- Rogers, L. L. (1984): Black bear homing panel summary. *Proc. East. Workshop Black Bear Manage. Res.* 7:78.
- Selye, H. (1976): Stress ohne Distress. I Internationalen Konferenz ueber Evolution und Bewusstsein Universitaet Hamburg
- Strathearn, G.B., S.M. Strathearn (1987): Winter denning of black bears in east-central Ontario. *Int. Kolenosky Conf. Bear Res. and Manage.* 7:305-316.
- Tietje, W.D., R.L. Ruff (1980): Denning behavior of black bears in boreal forest of Alberta. *J. Wildl. Manage.* 44(4):858-870.
- Tinker, D.B., H.J. Harlow, T.D. Beck (1998): Protein use and muscle-fiber changes in free-ranging, hibernating black bears. *Physiological Zoology* 71:414-424.
- van Breukelen F., Sandra L. Martin (2002): Molecular Biology of Thermoregulation. Invited Review: Molecular adaptations in mammalian hibernators: unique adaptations or generalized responses? *J Appl Physiol* 92: 2640-2647
- Whiters, P.C. (1992): **Comparative animal physiology**. New York: Saunders College Publishing
- Wickelgren, I. (1988): Bone loss and the three bears: A circulating secret of skeletal stability. *Science News*. 134(26):424-425
- [www.Stress/stress.html](http://www.Stress/stress.html) (2001): Was ist eigentlich Stress.
- Yoshihide Y., R. M. McCarron, Maria Spatz, J. M. Hallenbeck (1997): Effects of plasma from hibernating ground squirrels on monocyte-endothelial cell adhesive interactions. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* 273: 1861-1869.

Примљено: 23.3.2007.

Одобрено: 17.7.2007.