

Wykorzystanie energii przez ptaki i jej związek ze stresem oksydacyjnym

Streszczenie

Większość organizmów potrzebuje energii do utrzymania i funkcjonowania somy, a głównym szlakiem metabolicznym do wytworzenia potrzebnej energii biochemicznej jest metabolizm tlenowy. Zwierzęta napotykać sytuacje, które wymagają zwiększonego zużycia energii, ale dostępność energii jest często ograniczona, co prowadzi do kompromisów ewolucyjnych. Powszechnie znanymi kompromisami są na przykład alokacja zasobów między cechami związanymi z reprodukcją a przeżywalnością, obecnym i przyszłym sukcesem reprodukcyjnym, utrzymaniem somy i cechami wydolnościowymi, a nawet między różnymi cechami odpowiedzialnymi za utrzymanie somy. Każda alokacja energii może również wpływać na produkcję wolnych rodników tlenowych, ponieważ nieuniknioną konsekwencją metabolizmu tlenowego jest produkcja reaktywnych form tlenu (RFT lub ROS od ang. reactive oxygen species). Przeciwutleniacze neutralizują RFT, ale zaburzenie równowagi w kierunku RFT może prowadzić do uszkodzenia biocząsteczek powodując stres oksydacyjny. Przypuszcza się, że stres oksydacyjny jest odpowiedzialny za postępujące obniżenie fizjologicznej wydolności organizmów, prowadząc do procesu starzenia, a ostatecznie do śmierci. Stres oksydacyjny może działać więc jako fundamentalny czynnik wpływający na historie oraz strategie życiowe i był obszernie badany w ramach ekologii fizjologicznej. W swoich badaniach skupiłam się na pytaniu w jaki sposób stres oksydacyjny jest związany z zapotrzebowaniem energii u ptaków oraz czy ta zależność może zostać zmieniona. Nasza wiedza na temat wpływu alokacji energii w różnych cechach na stres oksydacyjny, takich jak związek między składnikami budżetu energetycznego (tj. termoregulacja, wysiłek reprodukcyjny) a cechami somatyczno-konserwacyjnymi (tj. mechanizmami obrony

antyoksydacyjnej), jest dość ograniczona i nadal wymaga dalszych badań. W ramach mojej pracy doktorskiej przeprowadziłam różne eksperymentalne manipulacje, które wpłynęły na komponenty metabolizmu ptaków i próbowałam zrozumieć związek między metabolizmem energetycznym a stresem oksydacyjnym w trudnych energetycznie warunkach u dwóch gatunków ptaków; bogatka zwyczajna (*Parus major*) i zeberka australijska (*Taeniopygia guttata*). Postawiłam hipotezę, że stres oksydacyjny działa zarówno jako koszt, jak i ograniczenie w ciągu życia organizmów, reprezentując mechanizm fizjologiczny pośredniczący w kompromisach energetycznych między cechami związanymi z reprodukcją a utrzymaniem somy. W pierwszym badaniu manipulowałam wielkością lęgu u gatunku wolnożyjącego i porównałam wydatek energetyczny na poziomie codziennych aktywności i utrzymania własnego organizmu, oraz koszty na poziomie stresu oksydacyjnego. Samice wychowujące powiększone lęgi podniosły dobowy wydatek energetyczny w porównaniu z samicami wychowujących lęgi naturalnej wielkości, natomiast podstawowe tempo metabolizmu było podobne w obu grupach. Mimo, że samice próbowały skompensować zwiększone wydatki energetyczne powiększonych lęgów poprzez zwiększenie wydatków energetycznych na czynności reprodukcyjne, ich pisklęta nie rozwijały się tak szybko jak pisklęta z grupy kontrolnej. Może to być związane ze zwiększoną konkurencją między rodzeństwem w gnieździe i ograniczeniami energetycznymi ich matek. Samice o wyższym wydatku energetycznym miały niższą wydolność antyoksydacyjną (zależność negatywna), co było powiązane z kosztem wyższego stresu oksydacyjnego (zależność pozytywna), i wskazuje, że stres oksydacyjny może działać jako koszt podczas reprodukcji. W drugim badaniu przetestowałam hipotezę limitu rozpraszania ciepła zakładającą, że zdolność rozpraszania ciepła ciała wytwarzanego podczas intensywnego wysiłku może ograniczać zwierzęta do utrzymania sprawności na wysokim poziomie. Manipulowałam zdolnością do rozpraszania ciepła u hodowli zeberek poprzez wystawienie je na działanie zima (14°C) lub ciepła (25°C),

a później poprzez manipulację strzyżeniem piór wokół łaty lęgowej u matek. Oszacowałam stres oksydacyjny przed rozrodem, w szczytowym okresie zaopatrzenia w pokarm pisklątoraz pod jego koniec. Samice o eksperymentalnie zwiększonej możliwości rozpraszania ciepła traciły mniej masy ciała i wychowywały cięższe i większe potomstwo niż samice niemanipulowane. Sugeruje to, że zdolność do rozpraszania większej ilości ciepła pozwalała samicom inwestować więcej energii w reprodukcję bez ograniczania utrzymania własnej somy zgodnie z hipotezą limitu rozpraszania ciepła. Mimo, że manipulacja strzyżeniem piór i temperaturą otoczenia nie miały wpływu na stres oksydacyjny podczas reprodukcji, zdolność antyoksydacyjna znacznie spadła pod koniec reprodukcji. Wynik ten potwierdza hipotezę, że reprodukcja jest kosztowna pod względem stresu oksydacyjnego. Niniejsza rozprawa dostarcza dowodów, że zdolność do rozpraszania ciepła rzeczywiście działa jako ograniczenie podczas intensywnego obciążenia wysiłkiem, zwłaszcza w ciepłych warunkach, a stres oksydacyjny może działać zarówno jako koszt, jak i ograniczenie podczas czynności reprodukcyjnych. Wysiłkowi rozrodczemu może towarzyszyć niższa zdolność antyoksydacyjna, co może zwiększać ryzyko wystąpienia stresu oksydacyjnego. Można oczekiwać, że ograniczenia termiczne będą stanowić jeszcze większe i bardziej uciążliwe wyzwania dla organizmów w ogóle, a w szczególności w okresie reprodukcji, podczas gdy unikanie stresu oksydacyjnego w czasie reprodukcji może być kluczem do zrozumienia alokacji zasobów między obecnym lub przyszłym rozmnażaniem się.

Avian energy use and its link to oxidative stress

ABSTRACT

Most organisms require energy for maintenance and functioning of the soma, and the main metabolic pathway for generation of required biochemical energy is *via* aerobic metabolism. Occasionally, animals do encounter situations that necessitate increased levels of energy metabolism but availability of energy is often limited, leading to trade-offs. Some of the common trade-offs, are known as the resource allocation between reproduction-related traits and survival, current and future reproductive success, soma-maintenance and performance traits, or even between maintenance traits. Any given energy allocation may also influence free radical production, since an inevitable consequence of aerobic metabolism is the production of reactive oxygen species (ROS). Antioxidants neutralize ROS but any imbalance in favor of ROS may damage various biomolecules inducing oxidative stress. It is hypothesized that oxidative stress is responsible for the progressive physiological decline of the organisms leading to the aging process, and eventually death. Thus, oxidative stress may act as a cornerstone factor of life-history strategies and has been widely studied in physiological ecology research. In my research, I focused on how oxidative stress is linked to the aerobic demands in birds, and its alteration. Our knowledge pertaining to the effects of energy allocation in different traits on oxidative stress, such as the link between components of energy budget (i.e. thermoregulation, reproductive effort) and somatic-maintenance traits (i.e. antioxidant defense mechanisms) is rather limited and still requires further investigation. Within the framework of my doctoral thesis, I conducted different experimental manipulations that affect components of avian metabolism, and tried to understand the link between energy metabolism and oxidative stress under energetically challenging conditions in two avian species; great tits (*Parus major*) and zebra finches (*Taeniopygia guttata*). I hypothesized that

oxidative stress acts both as a cost and a constraint along the lifespan of the organisms, representing a physiological mechanism mediating energy trade-offs between reproductive-related traits and soma-maintenance. In the first study, I manipulated brood size in a free-living species and compared energy expenditure at the level of daily activities and self-maintenance, and costs at the level of oxidative stress. Females raising enlarged brood increased daily energy expenditure compared to the females raising a natural brood size, but basal metabolic rate was similar for both groups. Even though females tried to compensate the demands of the enlarged broods through increasing energy expenditure for reproductive activities, their nestlings did not develop as fast as nestlings in the control group, perhaps due to increased sibling competition within the brood and energetic limitations of their mothers. Females with higher energy expenditure had lower antioxidant capacity (negative relationship). This came at the cost of higher oxidative stress (positive relationship), indicating that oxidative stress may act as a cost during reproduction. In the second study, I tested heat dissipation limit hypothesis, assuming that the ability to dissipate body heat produced during intensive workload may constrain animals from sustaining performance at high levels. I manipulated the capacity to dissipate heat in breeding zebra finches through exposure to a cold (14 °C) or warm (25 °C) ambient temperature and later *via* a feather-clip manipulation around the brood patch in mothers, while I estimated oxidative stress before reproduction, during the peak and towards the end of food-provisioning. Females with the experimentally enhanced possibility to dissipate heat lost less body mass and raised heavier and larger offspring than the non-manipulated females. This suggests that the ability to dissipate more heat allowed females to invest more energy towards reproductive output without constraining self-maintenance, in line with the heat dissipation limit hypothesis. Even though feather-clip manipulation and ambient temperature had no effect on oxidative stress during reproduction, the antioxidant capacity decreased significantly towards the end of reproduction. This outcome corroborates the hypothesis that

reproduction is costly in terms of oxidative stress. The present thesis provides evidence that the capacity to heat dissipate indeed acts as a constraint during intensive workload, especially under warm conditions, and oxidative stress may act as both cost and constraint during reproductive activities. Reproductive effort may come with lower antioxidant capacity and this may increase the risk of encountering oxidative stress. Thermal limitations can be expected to impose even bigger and more strenuous challenges for organisms in general, and during reproduction in particular, while oxidative stress avoidance during reproduction might be the key to understand the allocation of resources to either current or future reproduction.