

Streszczenie (wersja polskojęzyczna)

Metabolizm tlenowy jest głównym źródłem energii niezbędnej do pełnienia funkcji życiowych związanych z dostosowaniem, takich jak rozmnażanie, poruszanie się, produkcja ciepła, obrona przed patogenami itp. Aby zaspokoić zwiększone zapotrzebowanie na tlen podczas takich aktywności, zwierzęta wyewoluowały złożony system struktur i mechanizmów, które regulują pobieranie i dystrybucję tlenu do tkanek. Jednym z kluczowych elementów tego układu są wypełnione hemoglobina erythrocyty, które pobierają tlen bezpośrednio w narządach oddechowych i transportują go do tkanek. Intuicyjnie, wzrost frakcji tych komórek wraz ze wzrostem stężenia hemoglobiny stanowiłby adaptacyjną odpowiedź na stany zwiększonego zapotrzebowania na tlen. Taką reakcję rzeczywiście wielokrotnie wykazano u ssaków, ale inne czworonogi są mniej zbadane. Jest to zaskakujące zwłaszcza u ptaków, zważywszy na to, że ptaki często doświadczają stanów znacznego wzrostu zapotrzebowania na tlen, m.in. podczas lotu, wychowu piskląt i produkcji ciepła.

W niniejszych badaniach sprawdziliśmy w jaki sposób zmienne hematologiczne reagują na warunki różnicujące poziom zapotrzebowania na tlen u ptaków, z wykorzystaniem dwóch modeli ptaków wróblowych (bogacki *Parus major* i zeberki *Taeniopygia guttata*). W szeregu eksperymentów zastosowaliśmy zabiegi o znanym wpływie na wydatki energetyczne: ćwiczenie i trening fizyczny (Eksperyment I), aklimację termiczną (Eksperyment II) i manipulację wielkością łęgu (Eksperyment III); w połączeniu z pomiarem podstawowych zmiennych hematologicznych, w tym stężenia hemoglobiny, poziomu hematokrytu, liczby krwinek czerwonych i wielkości krwinek czerwonych mierzonej jako powierzchnia komórki. Ostatnia z wymienionych zmiennych jest często pomijana w badaniach, mimo że rozmiar komórki może korelować ze zróżnicowanymi wydatkami energetycznymi i pomóc wyjaśnić zmienność w pozostałych zmiennych hematologicznych. Większy stosunek powierzchni do objętości mniejszych komórek może zwiększyć efektywność pobierania i uwalnianie tlenu, a zatem zmniejszenie rozmiaru komórek stanowiłoby korzystną odpowiedź w warunkach zwiększonego zapotrzebowania na tlen.

Wyniki niniejszych badań wskazują na spójny wzorzec malejących wartości większości zmiennych hematologicznych w warunkach podwyższonego zapotrzebowania na tlen. Wzorzec ten został zaobserwowany w odpowiedzi na wszystkie czynniki eksperymentalne, poza krótkotrwałym ćwiczeniem. Jednocześnie jest to odwrotny wzorzec do obserwowanego w większości badań na ssakach, ale podobny do doniesień dotyczących gadów. Zmniejszenie frakcji erythrocytów u zauropsydów, pomimo negatywnego wpływu na pojemność tlenową, może nadal zaspokajać wysokie zapotrzebowanie na tlen poprzez optymalizację lepkości krwi, niezbędną do utrzymania sprawnego przepływu krwi. Ssaki mogą zapewnić optymalną lepkość krwi pomimo

podwyższonej frakcji erytrocytów z powodu utraty jąder w erytrocytach, ponieważ pozbawione jądra erytrocyty są bardziej odkształcalne, a odkształcalność osłabia pozytywny wpływ wysokiego zagęszczenia komórek na lepkość krwi. Co ciekawe, wielkość erytrocytów wydawała się najmniej responsywną zmienną w odpowiedzi na czynniki eksperymentalne. Biorąc pod uwagę, że ptaki charakteryzują się wyraźnie mniejszymi komórkami w porównaniu do gadów, można wnioskować, że erytrocyty ptaków są ewolucyjnie zoptymalizowane do wysokiego zapotrzebowania na tlen i warunków zwiększonego tempa metabolizmu. Podsumowując, nasze wyniki wskazują, że zmienne hematologiczne są prawdopodobnie optymalizowane do bieżącego zapotrzebowania na tlen, tak jak sugeruje koncepcja symmorfozy. Konieczne jednak są dalsze badania, które manipulowałyby poziomem zmiennych hematologicznych zamiast zapotrzebowaniem na tlen, aby uzyskać wgląd w to, czy zmienne te są czynnikiem ograniczającym wydolność tlenową.

Streszczenie (wersja anglojęzyczna)

Aerobic metabolism is the main source of energy to fuel fitness related activities such as reproduction, locomotion, heat production, defense against pathogens etc. To satisfy elevated oxygen demands during these activities animals have evolved a complex system of structures and functions that govern oxygen uptake and distribution to cells and tissues. One of the key elements of this system are haemoglobin-filled erythrocytes that directly collect oxygen on respiratory surfaces and carry it to the tissues. Intuitively, an increase in the fraction of these cells along with haemoglobin concentration would represent an adaptive response toward states of increased requirements for oxygen. Such response has indeed been shown multiple times in mammals, but other tetrapods remain less studied. That is surprising particularly for birds, given that birds frequently experience bouts of vast increase in oxygen needs, e.g. during flight, chick rearing and heat production.

Here, we studied the responses of avian haematological variables (HVs) toward conditions that differentiated oxygen needs, using two passerine models (Great Tit *Parus major* and Zebra Finch *Taeniopygia guttata*). In a comprehensive set of experiments, we applied treatments known to alter energy expenditure: exercise and training (Experiment I), thermal acclimation (Experiment II) and brood size manipulation (Experiment III), and assessed a set of HVs including haemoglobin concentration, haematocrit, red blood cell count and red blood cell size, measured as cell area. The latter variable is less commonly studied compared to other HVs, but cell size can potentially correlate with various energy expenditures and help to explain variation in other HVs. Specifically, greater surface-to-volume ratio of smaller cell can enhance oxygen uptake and release, so the shrinkage of cells would represent a beneficial response when greater amount of oxygen needs to be supplied.

Our results indicate a pattern of declining values of most of the HVs under elevated oxygen demands, that was ubiquitous in our treatments, except for the short-term exercise. This is an opposite pattern to that observed in multiple studies in mammals, but similar to reports on non-avian reptiles. Reduction of erythrocyte fraction in sauropsids, despite its negative effect on oxygen carrying capacity might still satisfy high oxygen demands through optimization in blood viscosity necessary to maintain efficient blood flow. Mammals can be able to secure optimal blood viscosity despite elevated erythrocyte fraction due to cell enucleation, because enucleated erythrocytes are more deformable, and deformability attenuates the positive effect of high cell density on blood viscosity. Interestingly, erythrocyte size in our birds appeared to be the least responsive HV toward various treatments. Given that birds are characterized by clearly smaller cells compared to non-avian reptiles it can be deduced that avian erythrocytes are evolutionarily optimized to high oxygen demands and conditions of increased metabolic rates. Altogether, our results indicate that HVs are probably optimized to prevailing oxygen needs as suggested by symmorphosis concept, but further studies that would manipulate the

level of HVs instead of oxygen demands would be necessary to get insight of whether HVs are a limiting factor for aerobic performance.