

Metabolismus a velikost těla v novém tisíciletí

Je třičtvrtinový koeficient univerzální?

**DAVID
STORCH**

Doc. David Storch, Ph.D., vystudoval biologii na Přírodovědecké fakultě UK v Praze. Zabývá se makroekologií a evoluční ekologií, přednáší na Přírodovědecké fakultě UK a na Přírodovědecké fakultě JU. Je spoluorganizátorem proslulého semináře „Biologické čtvrtky ve Viničné“ a spoluautorem knih *Úvod do současné ekologie, Biologie krajiny: biotopy České republiky a Jak se dělá evoluce*. Je editorem časopisu *Ecology Letters*. Spolu s P. A. Marquetem a J. H. Brownem editoval knihu *Scaling biodiversity* pro Cambridge University Press. Je ředitelem Centra pro teoretická studia, společného pracoviště UK a AV ČR.

Jednou z největších událostí v biologii konce minulého tisíciletí byl vznik *metabolické teorie biologie* (viz Vesmír 83, 508, 2004/9). Díky spolupráci biologů a fyziků v Santa Fe Institute se podařilo navrhnout vysvětlení sedmdesát let staré záhady, proč intenzita metabolismu u živočichů roste s hmotností těla podle mocninné zákonitosti s exponentem $\frac{3}{4}$ (rámeček). Jim Brown, Brian Enquist a Geoffrey West tvrdili, že za vše jsou odpovědné větvičí se rozvodné systémy (cévní soustava, plíce, vylučovací soustava), jejichž rozsah nutně roste s velikostí těla tak, že dvakrát větší zvíře nemůže mít dvakrát intenzivnější metabolismus (čemuž by odpovídalo škálování s exponentem 1), ale o něco menší. Při optimálním uspořádání nelze dosáhnout vyššího exponentu, než jsou právě tři čtvrtiny. Takový exponent se pak nacházel ve škálování skoro všech biologických procesů a mělo se za to, že je univerzální a platí pro všechny organismy, včetně jednobuněčných. U těch ovšem neexistují žádné větvičí se rozvodné systémy.

Během prvního desetiletí nového tisíciletí byla metabolická teorie aplikována na nej-

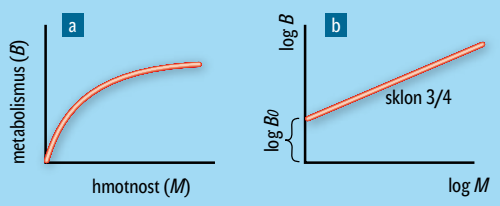
různější problémy a systémy, včetně lidských společností. Zároveň ale jiní autoři její teoretická východiska i empirické závěry zpochybňovali. Někteří tvrdili, že onen třičtvrtinový exponent není zdaleka univerzální, a navrhovali alternativní vysvětlení pozorovaného škálování (založená třeba na předpokladu, že škálovací koeficient může libovolně kolísat mezi jedničkou, která odpovídá lineárnímu vztahu, a dvěma třetinami, které by souvisely s nárůstem povrchu s rostoucím objemem). Dostupná data ale většinou nedovolovala rozhodnout, kdo má pravdu, poněvadž chyba měření byla relativně velká a různé statistické metody docházely na základě různých předpokladů k různým závěrům.

Modifikace metabolické teorie

Letos se objevilo několik přelomových studií, které celou problematiku posunuly na novou úroveň. Ukázalo se například, že srovnání různě velkých jedinců v rámci jednoho druhu vede k jinému škálování metabolismu, než když mezi sebou srovnáváme různé druhy. Vnitrodruhové škálování můžeme dobře studovat u ryb, kde i v rámci druhu existují obrovské rozdíly ve velikosti. I zde nalezneme třičtvrtinový koeficient, jenže jen u těch druhů, které mají obecně intenzivní metabolismus spojený s aktivním způsobem života. U „líných“ ryb s pomalým metabolismem, například ryb žijících u dna, roste jeho intenzita s velikostí téměř lineárně.¹ Rozpor s metabolickou teorií však není tak příkrý, jak by se zdálo; je možné, že u ryb s aktivním metabolismem jsou skutečně limitující ony větvené rozvodné systémy, zatímco u pomalých ryb stačí rozvodné systémy pohodlně dodávat buňkám všechny živiny (a odebírat odpadní produkty), a tak je jejich metabolismus úměrný pouze celkovému počtu buněk, a tedy roste (skoro) lineárně s velikostí těla.

Jenže složitější je to i u savců, což je skupina, u níž byl třičtvrtinový koeficient poprvé přesvědčivě doložen. Vyneseme-li proti sobě hmotnost a intenzitu metabolismu v logaritmických osách, detailní analýza ukáže, že vztah není přesně lineární, jak by předpokládala ona mocninná závislost (rámeček), ale mírně se zakřivuje směrem nahoru² (obr. 1A na s. 538). Jako by větší savci měli vyšší škálovací koeficient než menší savci. Autoři ukazují, že pozorovanou odchylku lze vysvětlit poměrně drobnou modifikací původního modelu. Předpokládáme-li, že postupně se

Vyneseme-li proti sobě hmotnost těla a intenzitu metabolismu (ta se měří třeba spotřebou kyslíku za jednotku času, ale lze ji udávat ve wattech, poněvadž jde vlastně o příkon), dostaneme křivku, jejíž růst se postupně zpomaluje (a). Učiníme-li to tak, že jsou obě osy logaritmické (b), získáme závislost, kterou lze velmi dobře proložit přímkou s určitým sklonem – jedna veličina škáluje s druhou. Vzhledem k tomu, že rovnice přímky je $y = ax + b$, kde a je onen sklon, můžeme rovnici vztahu intenzity metabolismu a hmotnosti vyjádřit jako $\log B = a \cdot \log M + \log B_0$, kde B je intenzita metabolismu, M je hmotnost a $\log B_0$ je průsečík dané přímky se svislou osou. Po odlogaritmování dostaneme závislost $B = B_0 \cdot M^a$, jde tedy o mocninnou funkci, kde sklon přímky v logaritmickém měřítku a se stává exponentem; hovoříme o škálovacím koeficientu. Ten bývá typicky nižší než 1 (a velmi často blízký třem čtvrtinám) a v takovém případě roste v nelogaritmickém měřítku metabolismus s hmotností čím dál pomaleji, jak je vidět z obrázku A.



Abstract: Metabolism and body size in the third millennium or is the three-quarters coefficient universal? by David Storch. One of the most interesting event in biology of the end of 20th century was the formulation of metabolic theory of biology, based on the theoretical foundation of scaling of metabolism and body size characterized by the exponent of $3/4$. Several recent studies show that (1) the three-quarter scaling is not universal, intraspecific scaling coefficient varying between $2/3$ and 1 , (2) the relationship between body size and metabolic rate is not an exact power-law but is slightly curvilinear in log-log space, and (3) the scaling coefficient in bacteria is close to 2 , and in protists close to 1 , indicating major evolutionary transition in metabolic scaling associated with the origin of eukaryotic cell and multicellularity.



Nejmenší a největší druh gekončíka se ve velikosti liší podstatně. Snímek © Z. Starostová a L. Kratochvíl.

LUKÁŠ KRATOCHVÍL
ZUZANA STAROSTOVÁ

Je škálování metabolismu ovlivněno velikostí buněk?

Velikost těla se může v podstatě měnit třemi způsoby a jejich kombinacemi: změnou v množství mezibuněčné hmoty, změnou v počtu buněk a změnou velikosti buněk. Každý ze způsobů přináší jiné morfologické a fyziologické změny. Z malého počtu velkých buněk se například nedá postavit komplexní orgán (zkuste si to s kostičkami Lega!) a malí živočichové s velkými buňkami – třeba mločící – tak musí mít nutně zjednodušenou tělní stavbu, například málo strukturovaný mozek. Mechanismus změny ve velikosti těla by ale měl ovlivňovat i škálování celkového metabolismu. Změna velikosti nárůstem metabolicky spíše inertní tkáně (např. kostí) se jistě promítne do škálování intenzity metabolismu. Podobně může působit i změna ve veli-

kosti nebo v počtu buněk. Předpokládá se, že větší buňky mají relativně menší povrch vzhledem k objemu, a tedy i relativně menší plochu buněčných membrán. A právě udržení integrity buněčných membrán je energeticky nesmírně náročné. Velké buňky by tedy neměly umožnit velký výkon, měly by ale být energeticky šetrnější. Mění se však velikost buněk systematicky s velikostí těla? To by mohlo vysvětlit část variability v rozdílech v relativní intenzitě metabolismu mezi malými a velkými organismy. Pro zodpovězení této otázky jsme si vybrali skupinu gekončků. Zástupci této čeledi jsou si morfologicky a ekologicky podobní, přitom se však podstatně liší ve velikosti těla. Ukázali jsme, že mezi druhy gekončků velikost červených krvinek roste s průměrnou velikostí těla^A a negativně korelu-

je s intenzitou metabolismu vztaženou na jednotku hmotnosti.^B Červené krvinky slouží k rozvodu kyslíku po těle, měly by tedy být zodpovědné aspoň za část variability v intenzitě metabolismu. Jistě lze namítnout, že červené krvinky představují jen jeden, a to vysoce specializovaný typ buněk. Nedávná práce však ukázala, že aspoň mezi druhy ptáků a obojživelníků spolu koreluje i velikosti buněk různých typů z nejrůznějších tkání.^C Změny ve velikosti buněk tak mohou představovat důležitý faktor ovlivňující nejrůznější ekofyziologické vlastnosti a měly by být brány v úvahu i při vysvětlování variability škálovacích koeficientů mezi taxony.

A) Starostová Z., Kratochvíl L., Frynta D.: Dwarf and giant geckos from the cellular perspective: the bigger the animal, the bigger its erythrocytes? *Functional Ecology* 19, 744-749, 2005.

B) Starostová Z., Kubička L., Konarzewski M., Kozłowski J., Kratochvíl L.: Cell size but not genome size affects scaling of metabolic rate in eyelid geckos. *American Naturalist* 174, E100-E105, 2009.

C) Kozłowski J., Czarnoleski M., François-Krassowska A., Maciak S., Pis T.: Cell size is positively correlated between different tissues in passerine birds and amphibians, but not necessarily in mammals. *Biol. Lett.*, in press, 2010.

větvení rozvodné systémy mají jen několik úrovní větvení, poněvadž každé zvíře má jen omezenou velikost, a že na určité úrovni větvení se mění povaha toku látek od pulzujícího k rovnoměrnému, skutečně získáme mírně zakřivený vztah.

Tím ale příběh nekončí. Nick Isaac a Chris Carbone detailně analyzovali vztah hmotnosti těla a metabolismu u obrovského množství živočišných druhů a došli k závěru, že škálovací koeficient je u různých taxonů různý, i když v průměru vycházejí ony tři čtvrtiny.³ Ty tedy představují spíše jakousi centrální tendenci s více či méně výraznými odchylkami. Z toho zároveň plyne, že nemá smysl analyzovat vztah mezi hmotností a metabolismem pro příliš široce vymezené skupiny, protože ty mohou zahrnovat několik podskupin s odlišným škálováním. Tím lze možná

vysvětlit i ono zakřivení pozorované u savců; autoři totiž ukázali, že nejtěsnější vztahy lze pozorovat v rámci jednotlivých řádů (jakkoli je jasné, že tato hierarchická úroveň je do značné míry arbitrární), zatímco vztah pro větší taxonomické skupiny, jako jsou třídy, je dán kombinací vztahů pro jednotlivé řády s mírně odlišnými koeficienty. Variabilitu koeficientů mezi různými taxony ovšem zatím nelze vysvětlit na základě žádné dosud navržené teorie.

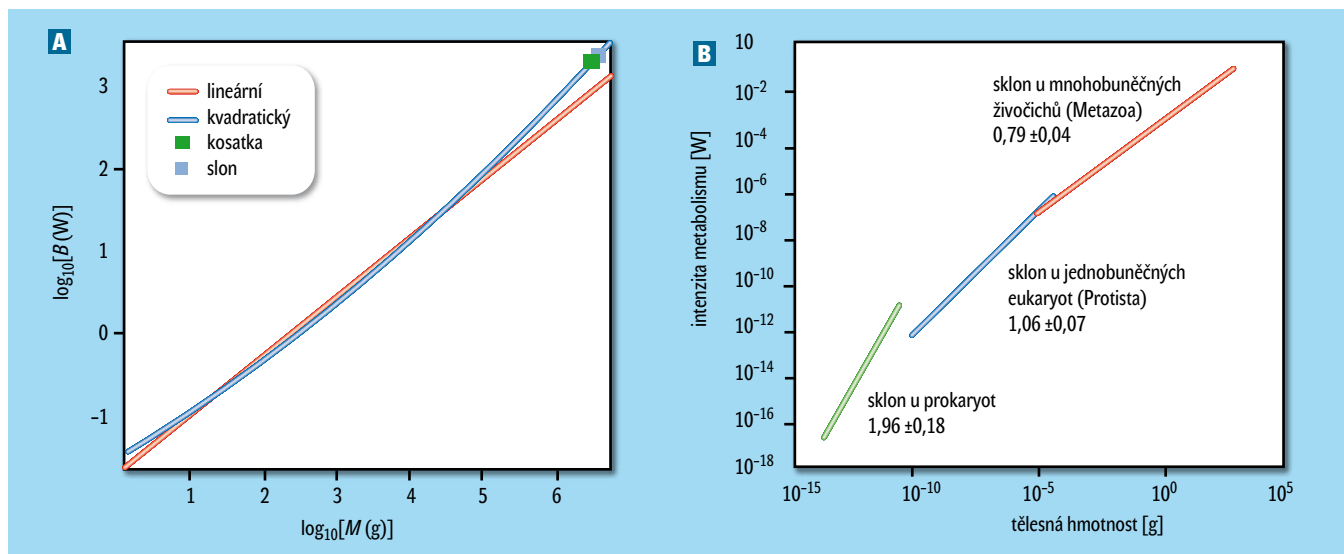
Škálování a evoluce komplexity

U jednobuněčných je ale všechno jinak. Nejnovější analýzy ukázaly, že metabolismus prokaryotních organismů (bakterie a archea) roste dokonce rychleji než jejich velikost těla, škálovací koeficient je blízký dvěma (což by představovalo kvadratickou závislost), zatím-

1) Killien S. S., Atkinson D., Glazier D. S.: The intraspecific scaling of metabolic rate with body mass in fishes depends on lifestyle and temperature, *Ecology Letters* 13, 184-193, 2010.

2) Kolokotronis T., Savage V., Deeds E. J., Fontana W.: Curvature in metabolic scaling, *Nature* 464, 753-756, 2010.

3) Isaac N. J. B., Carbone C.: Why are metabolic scaling exponents so controversial? Quantifying variance and testing hypotheses, *Ecology Letters* 13, 728-735, 2010.



1. (A) Pozorovaný vztah mezi hmotností a intenzitou metabolismu u savců není přesně lineární; jeho lokální sklon (směrnice tečny v daném bodě) s velikostí mírně roste. (B) Metabolické škálování od jednobuněčných prokaryot po mnohobuněčná eukaryota. Přechod od prokaryotní k eukaryotické buňce je stejně jako přechod od jednobuněčnosti k mnohobuněčnosti provázen změnou škálovacího koeficientu.

4) DeLong J. P., Okie J. G., Moses M. E., Sibly R. M., Brown J. H.: Shifts in metabolic scaling, production, and efficiency across major evolutionary transitions of life. PNAS, in review.

co protisti (jednobuněčné eukaryotní organismy) vykazují lineární závislost⁴ (obr. 1B). Autoři spekulují, že změny metabolického škálování souvisí s dvěma základními evolučními přechody: vznikem eukaryotní buňky a vznikem mnohobuněčnosti. U prokaryot je podle nich metabolismus omezen především množstvím genů produkujících proteiny, které se účastní metabolických reakcí. S velikostí buňky roste totiž velikost genomu, a ta u prokaryot poměrně dobře odpovídá počtu genů kódujících proteiny, protože (na rozdíl od eukaryot) mají málo nekódujících sekvencí. Když jsou ale prokaryotní buňky příliš velké, stane se relativně malý povrch buňky, na němž metabolické reakce probíhají, omezujícím faktorem. V té chvíli začnou být konkurenčně zvýhodněny eukaryotní buňky, u nichž metabolické pochody probíhají na membránách mitochondrií, organel vzniklých endosymbiotickou adopcí prokaryotních buněk. Metabolismus zde patrně roste lineárně s počtem mitochondrií, a tedy s velikostí celé buňky. Jenže když jsou buňky příliš velké, nastává zase problém s účinnou dopravou látek do mitochondrií uvnitř

buňky. V této velikostní kategorii je výhodnější být mnohobuněčný s menšími buňkami – jenže k těm buňkám je třeba příslušné látky nějak dostat, a čím jich je více, tím rozsáhlejší jsou příslušné rozvodné systémy, což vede k našemu známému tříčtvrtinovému škálování.

Je to pěkná pohádka. Metabolismus je klíčovým biologickým procesem, a tak je možné, že jsou základní evoluční přechody spojeny s překonáním limitů omezujících jeho intenzitu a zároveň s nastolením nových omezení. Něco podobného by mohlo vysvětlit i výše zmiňovanou různorodost škálovacího koeficientu mezi různými taxony, poněvadž každý taxon čelí trochu jiným omezením. Jaká ta omezení jsou a co přesně způsobuje variabilitu v naměřených koeficientech, pořád ještě nevíme. Každopádně se zdá, že u mnohobuněčných organismů nebyl tříčtvrtinový koeficient naměřen jen náhodou, ale jde o kanonickou hodnotu vyjadřující základní dimenzionální omezení jejich světa. Odchylky pak představují biologicky zajímavou informaci, specifickou pro jednotlivé taxonomické skupiny. ↗

INZERCE

PRAHA
ČESKÝ ROZHLAS 2

RÁDIO NA VLNĚ POHODY

MARIE ROTTROVÁ VÁS ZVE K POSLECHU ČESKÉHO ROZHLASU 2 – PRAHA

WWW.ROZHLAS.CZ/PRAHA

VKV (FM) – ÚDAJE V MHz: BRNO 92.6 FM, ČESKÉ BUDĚJOVICE 103.7 FM, HODONÍN 107.8 FM, CHOMUTOV 94.2 FM, JESENÍK 88.7 FM, JIČÍN 106.9 FM, JIHLAVA 107.1 FM, KLATOVY 90.3 FM, KUTNÁ HORA 102.2 FM, LIBEREC 89.9 FM, NOVÉ HRADY 102.2 FM, OLOMOUČ 107.2 FM, OPAVA 101.7 FM, OSTRAVA 101.9 FM, PARDUBICE 100.1 FM, PÍSEK 98.9 FM, PLZEŇ 101.7 FM, PRAHA 100.7 a 91.2 FM, SLAVONICE 103.3 FM, TŘINEC 107.8 FM, ÚSTÍ NAD LABEM 98.6 FM, VALAŠSKÉ MEZIRÍČÍ 89.9 FM, VOTICE 103.2 FM, VRBNO POD PRADĚDEM 103.6 FM, VSETÍN 102.9 FM, ZLÍN 107.7 FM, ZNOJMO 89.6 FM

SV (AM) – ÚDAJE V kHz: ČESKÉ BUDĚJOVICE 954 AM, DOBROCHOV 954 AM, KARLOVY VARY 954 AM, LIBLICE 639 AM, MORAVSKÉ BUDĚJOVICE 1332 AM, OSTRAVA 639 AM