

Články pracovníků Centra pro teoretická studia (CTS), společného pracoviště UK a AV ČR, které letos slaví 30 let.

Konec metabolické teorie?

Růst je možná důležitější biologický proces než metabolismus 490

Produktivita prostředí

Stanovení produktivity na velkých škálách není triviální úkol 494

Studia krajiny

Jak se setkáváme se světem 496

O vulkánech netušených

Nově objevené sopky v západních Čechách 498

Ekonomie daru: Má každá darovaná růže svůj trn?

Rozmanité souvislosti neefektivního darování 501

Ten druhý smysl: akustický obrat v dějinách vědy

Role akustiky a zvukových médií při formování moderní kultury se v posledních letech intenzivně zkoumá v rámci tzv. obratu ke zvuku 504

Od vědomí k vědě

Introspekce, zkoumání vlastního nitra, jako metoda kognitivní vědy 507

Patočkova (skrytá) přítomnost v dnešní české filosofii

Patočkovo působení je živé i na místech, kde není výslovně připomínán 510

Jak kolísal obsah CO₂ za posledních 23 milionů let?

Je antropocén výjimečně období? 511

Latour o antropocénu

Ve své poslední knize opouští sociologické principy, které celý život hlásá 512

Arény pravěku a rituální krajina pod Řípem

Objevujeme pravěké památky se zjevnou rituální rolí 515

 více k tématu v dalších číslech a na www.vesmir.cz

O mariánském sloupu, který se nevrátil na Staroměstské náměstí

Z Popelky Indiánem? Otazníky nad posledními lovci a sběrači v Čechách

Patočkova nepolitická politika

O přirozenosti kontinua

Kontinuum a diskontinuum

Turbo-venkovy

Počátky Centra pro teoretická studia

Konec metabolické teorie?

RŮST JE MOŽNÁ DŮLEŽITĚJŠÍ NEŽ METABOLISMUS

Metabolická teorie biologie, vzniklá na přelomu století jakožto grandiózní pokus unifikovat porozumění biologickým procesům pomocí škálovacích vztahů v organismech, se začíná otřásat v základech. Zdá se, že intenzita metabolismu není tím, co řídí rychlosti všech biologických procesů, a že fundamentálnější budou nějaké hlubší zákonitosti růstu.

text **DAVID STORCH**

KDYŽ V ROCE 1997 vyšel v časopise Science článek [1] odvozující vztah mezi velikostí těla a rychlostí metabolismu organismů z geometrie transportních sítí uvnitř těla (viz rámeček na s. 492), otevřel cestu k vybudování metabolické teorie biologie [2]. Ta tvrdí, že metabolismus jedinců je základem všech biologických procesů, jako jsou produkce biomasy, růst a množení, ale i cyklování živin či globální dynamika uhlíku, a že rychlost těchto procesů lze z rychlosti metabolismu přímo odvodit [3].

V prvním desetiletí 21. století to vsutku vypadalo, že konečně máme rigorózní nástroj kvantitativně propojující všechny procesy v biologii pomocí myšlenky, že metabolismus řídí vše. Hlavním argumentem bylo, že ze znalosti, jak rostou větvičky se transportní sítě s velikostí těla, lze odvodit koeficient $\frac{3}{4}$, který charakterizuje nejen škálování rychlosti metabolismu (viz rámeček na s. 492), ale i většiny ostatních procesů. Občas se sice objevovaly názory, že škálovací koeficient je ve skutečnosti variabilní nebo že odvození tříčtvrtinového koeficientu není matematicky úplně v pořádku, ale elegance a univerzalita

teorie byly tak přitažlivé, že velká část biologické komunity ji plně přijala.

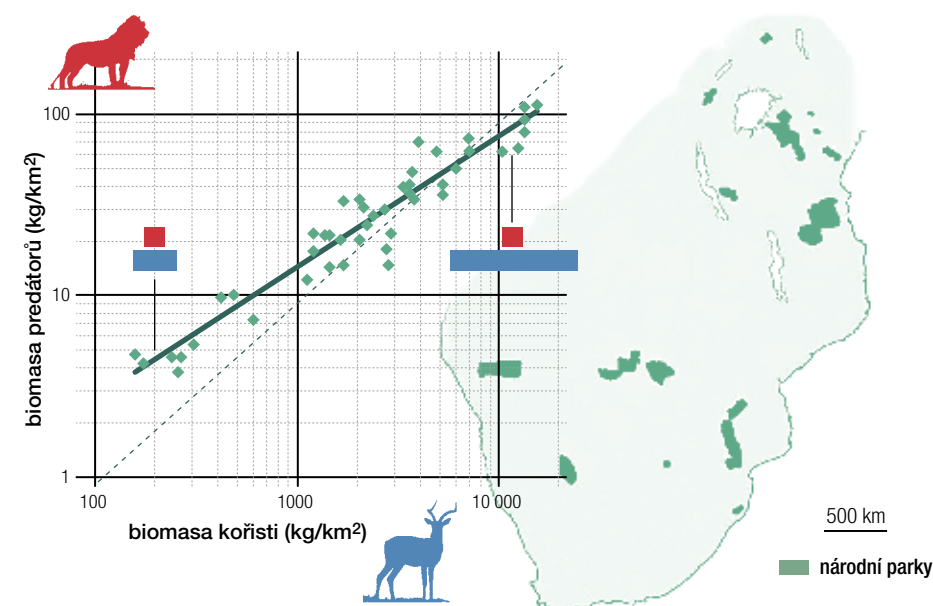
V minulých dekádách ovšem metabolická teorie utrpěla šrámy. Ukázalo se, že fraktální rozvodné sítě nejsou univerzální, že odvozovat z nich rychlost metabolismu tak úplně nejde a že v některých případech skutečně nepozorujeme kanonické škálování

Prof. DAVID STORCH, Ph.D., (*1970) vystudoval biologii na Přírodovědecké fakultě UK v Praze. Zabývá se makroekologií, biodiverzitou a ekologickou teorií. Působí na Přírodovědecké fakultě UK a v Centru pro teoretická studia (CTS), společném pracovišti UK a AV ČR, jehož byl v letech 2008–2018 ředitelem. Je editorem časopisů Ecology Letters a Global Ecology and Biogeography. Je členem Učené společnosti České republiky.



Snímek Lenka Storchova

1. SLONI JSOU největší suchozemští živočichové a mají největší celkovou intenzitu metabolismu. Relativní intenzita vztažená na jednotku hmotnosti je u nich ale naopak nízká, čemuž odpovídá pomalá produkce potomstva – samice rodí sluně přibližně jednou za čtyři až pět let. Sloni plně dospívají kolem 18. roku a dožívají se 60–70 let. Dolní Zambezi, Zambie.



2. VZTAH MEZI biomasou kořisti a biomasou predátorů v afrických savanách (jednotlivé body představují různé chráněné oblasti, kde byly počty velkých savců pravidelně monitorovány). Poměr biomas (ale i celkových počtů) predátorů a kořisti není konstantní (to by byl sklon přímky roven jedné, čemuž odpovídá přerušovaná čára), ale mění se systematicky podle gradientu produktivity – v nejsušších a nejméně produktivních územích je relativně vyšší proporce predátorů, ve vlhkém a produktivním prostředí je tomu naopak. Sklon přímky je velmi blízký $\frac{3}{4}$.

s tříčtvrtinovým koeficientem. Ještě horší ale bylo, že se tříčtvrtinový škálovací koeficient našel i v systémech, v nichž tyto fraktální rozvodné systémy nenajdeme – třeba v lidských společnostech či v zákonitostech růstu měst (Vesmír 95, 86, 2016/2).

Asi nejkřiklavější příklad objevil Ian Hutton ve vztahu mezi celkovou biomasou herbivorů a biomasou všech jejich predátorů v afrických savanách, ale i v řadě dalších ekosystémů – když si proti sobě vyneseme biomasu kořisti a biomasu predátorů v logaritmickém měřítku, dostaneme přímku se sklonem $\frac{3}{4}$ (obr. 2). Podobný vztah najdeme i mezi biomasou a růstem (produkcí) biomasy – produkce biomasy v ekosystému také neroste s rostoucí biomasou proporčně, ale čím dál pomaleji. Ekosystémy s větším množstvím vegetace mají tedy relativně (vzhledem k celkové hmotnosti všech jedinců) nižší produkci biomasy primárních konzumentů, ale také relativně méně predátorů, kteří tuto nově narostlou biomasu odebírají. Metabolická teorie to nevyvětlí, poněvadž rozdíly v biomasách mezi různými ekosystémy nejsou dané rozdíly ve velikostech těl, ale čistě v počtech jedinců; žádné rozvodné sítě uvnitř těl organismů tam tedy nehrají roli.

Když mi tyto záhadné vztahy Ian Hutton před lety ukazoval na konferenci věnované právě metabolické teorii, říkal jsem mu, že je bude velmi těžké publikovat, poněvadž

Škálování metabolismu a metabolická teorie

ZÁKLADEM metabolické teorie je pozorování, že když si proti sobě vyneseme v logaritmicím měřítku rychlost metabolismu (na svislou osu) a hmotnost jedince (na vodorovnou) u různých organismů v rámci dané skupiny (třeba různé druhy savců), vyjde nám přímka se sklonem $\frac{3}{4}$. Rovnice přímky je $y = ax + b$, takže když za tyto proměnné dosadíme naše (zlogaritmované) veličiny, dostaneme rovnici

$$\log P = \frac{3}{4} \log M + \log P_0,$$

kde P je intenzita metabolismu („power“ čili výkon, respektive příkon), M je hmotnost těla a P_0 je „normalizační konstanta“ - jde vlastně o metabolismus organismu jednotkové hmotnosti, $\log P_0$ je průsečík získané přímky se svislou osou. Po odlogaritmování získáme rovnici

$$P = P_0 M^{3/4}.$$

Jde o mocninou funkci, kde exponentem je právě sklon přímky v log-log měřítku, kterému říkáme *škálovací koeficient*. Kdyby byl roven jedné, šlo by o přímou úměru (tzv. izometrický nárůst), ale pokud je odlišný od jedné, jde o tzv. alometrii - a pokud je nižší než jedna, znamená to, že v nelogaritmovaném grafu by šlo o funkci rostoucí stále pomaleji (se stále nižším lokálním sklonem).

Proč je tento koeficient blízký právě třem čtvrtinám, nebylo jasné po řadu dekad, kdy byl tento škálovací vztah znám. Původní teorie operovaly se známým vztahem povrchu a objemu a ztrátami tepla (dvakrát delší zvíře má při stejném tvaru těla osmkrát větší objem, ale jen čtyřikrát větší povrch těla), ale tyto úvahy by vedly ke koeficientu $\frac{2}{3}$, odpovídajícímu dimenzionalitě povrchu a objemu. První vysvětlení tříčtvrtinového koeficientu předložili až Geoffrey West, James Brown a Brian Enquist ve zmiňovaném článku v Science v roce 1997 [1]. Předpokládali, že metabolismus se odehrává v nějakých invariantních jednotkách (konkrétně hlavně na membránách mitochondrií v buňkách), takže celková intenzita metabolismu roste úměrně k objemu metabolizující tkáně. Ten ale nemůže růst proporčně s celkovou velikostí těla, poněvadž čím větší organismus, tím relativně větší část těla zabírají (nemetabolizující) transportní sítě, dodávající jednotlivým metabolizující tkáně základní živiny a odstraňující jeho produkty. Autoři argumentovali, že tyto sítě sestávají z postupně se větvcích trubic (příkladem je cévní soustava nebo vodivé pletivo u rostlin), které jsou soběpodobné neboli fraktální, a že zvětšování této struktury s velikostí těla vede v optimalizovaném stavu právě ke koeficientu $\frac{3}{4}$.

Metabolická teorie ovšem nestojí jen na tomto odvození. Propojuje totiž škálování metabolismu se škálováním dalších biologických procesů, přičemž centrálním argumentem je, že některé rychlosti škálují stejně jako celková intenzita metabolismu, jiné škálují jako intenzita metabolismu vztažená na jednotku hmotnosti (B). Tu vypočteme jako

$$B = \frac{P}{M} = PM^{-1} = P_0 M^{3/4} M^{-1} = P_0 M^{-1/4}.$$

Metabolismus na jednotku hmotnosti tedy klesá s rostoucí velikostí organismu. Podobně klesá podle metabolické teorie třeba natalita, poněvadž to je vlastně produkce biomasy potomků (která podle teorie škáluje s velikostí těla stejně jako celkový metabolismus) dělená právě velikostí těla potomků. Mortalita musí škálovat stejně, poněvadž v dlouhodobém měřítku musí být obě tyto rychlosti vyrovnané. Všimněme si, že pokud by namísto tříčtvrtinového koeficientu byl škálovací koeficient blízký jedné, relativní rychlosti vztažené na jednotku hmotnosti by byly na velikosti těla nezávislé, poněvadž $P_0 M^{-1/4} = P_0 M^0$.

univerzálnější než škálování metabolismu, což zpochybňuje centrální tezi metabolické teorie, že všechny biologické rychlosti plynou z omezení týkajících se rychlosti metabolismu. Kdyby tomu totiž tak bylo, těžko bychom vysvětlili, proč organismy všech skupin vykazují jeden univerzální škálovací vztah pro růst, když se jednotlivé skupiny liší v celkové rychlosti metabolismu (**obr. 4**).

Nabízí se tedy myšlenka, že rychlost růstu řídí nějaká zatím nepoznaná zákonitost, která je úplně univerzální, zatímco rychlost metabolismu je adjustovaná právě na určité škálování rychlosti růstu - a může se relativně volně měnit. Svědčí

pro to několik dávno známých fenoménů. Přestože u savců škáluje klidový metabolismus s hmotností podle tříčtvrtinového koeficientu, aktivní metabolismus (v době maxima aktivity) nebo naopak metabolismus v době hibernace rostou s hmotností prakticky proporčně (škálovací koeficient je blízký jedné), takže jej disproportčně se zvětšující fraktální rozvodné sítě asi zase tak příliš neomezují. Fenomén „kompenzačního růstu“ (urychlení růstu po jeho umělého zpomalení, takže nakonec „dostihne“ standardní růstovou křivku) zase ukazuje, že metabolismem není růst organismu striktně omezen. Takže to vypadá,

nemají v rámci metabolické teorie žádné vysvětlení, přestože jsou zjevně robustní - není důvod, proč by třeba poměr počtu predátorů a kořisti měl klesat s rostoucím množstvím kořisti, navíc podle škálovacího vztahu, který byl odvozen jen pro vliv rostoucí velikosti těla. Kupodivu se mu to podařilo publikovat v *Science* [4], přestože v článku zcela bez obalu přiznal, že nemá žádné vysvětlení. Když pak Ian pobýval na podzim 2017 v CTS, dali jsme dohromady navazující projekt, spočívající v analýze celého spektra škálovacích vztahů mezi velikostí těla, počtostí, růstem, rychlostí množení a délkou života v rámci všech eukaryotních organismů. Výsledky vyšly loni v časopise PNAS [5] a myslíme si, že vrhají dost odlišné světlo na původ škálovacích vztahů.

PRIORITA RŮSTU

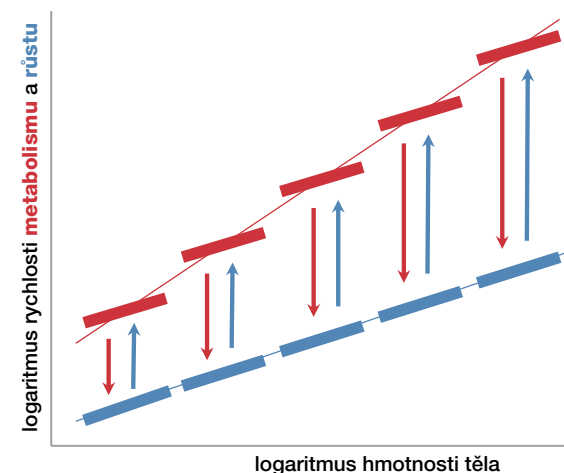
Ukázalo se, že metabolismus a velikost těla skutečně škálují s tříčtvrtinovým koeficientem, ale jen uvnitř hlavních skupin organismů, jako jsou savci, hmyz nebo (mnohobuněčné) rostliny. Když se ale podíváme na všechny eukaryotní organismy jako celek, rychlost metabolismu roste s velikostí těla v zásadě proporčně - dvakrát větší tvor má zkrátka v průměru dvakrát intenzivnější metabolismus, škálovací koeficient přes všechna eukaryota je tedy roven přibližně jedné.

To by ještě nebylo nic divného; odvození tříčtvrtinového koeficientu založené na geometrii rozvodných sítí může platit jen uvnitř jednotlivých skupin, přičemž ty skupiny se navzájem mohou lišit ještě v celkové hladině metabolismu (tedy v normalizační konstantě, **viz rámeček**), která je dána něčím dalším. Tím „něčím dalším“ může být omezení určující průměrný metabolický výkon jednotky „živé hmoty“ - kdyby tříčtvrtinový koeficient platil pro všechna eukaryota od nejmenších protist po plejtváka obrovského, znamenalo by to, že rychlost metabolismu *na jednotku hmotnosti* (**viz rámeček**) by byla pro protisty o mnoho řádů vyšší než pro onoho plejtváka. Zatímco malí jednobuněční tvorové by tedy prakticky hořeli, velcí tvorové by byli svým metabolismem blízko kusu ledu. Ani jedna z těchto možností není slučitelná se životem, takže vlastně není divu, že přes tolik velikostních řádů celková rychlost metabolismu roste přibližně lineárně s velikostí těla - průměrný metabolismus daného objemu živé hmoty zkrátka nemůže v takové míře kolísat.

Zvláštní ale je, že toto se netýká škálování rychlosti růstu. K našemu velkému překvapení rychlost růstu (v zásadě přibývání biomasy za jednotku času, ať už jde o individuální růst, nebo produkci potomstva) škáluje se tříčtvrtinovým koeficientem jak v rámci jednotlivých skupin, tak přes všechny eukaryotní organismy. Škálování růstu je tedy



3. METABOLICKÁ TEORIE předpokládá univerzální škálování transportních sítí uvnitř těla se změnou velikosti těla. Ale tvary organismů a způsob jejich růstu jsou velmi variabilní, takže předpoklad, že transportní systémy jsou v principu stejné u savců jako třeba u této tropické mnohonožky, je přinejmenším diskutabilní. Zambie.



4. SCHEMATICKÉ ZNÁZORNĚNÍ škálování metabolismu (červeně) a růstu (čili produkce biomasy; modře) v rámci jednotlivých skupin (jako jsou savci, hmyz nebo cévnaté rostliny; silné krátké čáry, jejichž sklon je ve všech případech přibližně $\frac{3}{4}$) a přes všechna eukaryota (tenké čáry; tady se liší sklon škálování metabolismu, který je blízký jedné). Šipky pak značí možné směry kauzality - buď rychlost metabolismu podmiňuje rychlost růstu (červeně), nebo naopak (modře). Pokud ale kauzalita vede od metabolismu k růstu, těžko vysvětlíme, proč škálovací vztah přes všechna eukaryota leží na jedné přímce se stejným (tříčtvrtinovým) sklonem, jako mají jednotlivé skupiny, když pro metabolismus to neplatí (znamenaloby to mimo jiné, že z nějakého důvodu je na růst dislokována s rostoucí hmotností stále menší proporce energie). Opačný směr kauzality dává lepší smysl, poněvadž škálování v rámci jednotlivých skupin vysvětlíme adjustací intenzity metabolismu pro potřeby růstu, zatímco škálování napříč eukaryoty může být způsobeno omezením rychlosti metabolismu pro jednotku živé hmoty.

že rychlost metabolismu se uzpůsobuje požadavkům růstu, a ne naopak.

PŮVOD ŠKÁLOVACÍCH VZTAHŮ

Zatím ovšem nikdo nepřišel s vysvětlěním, proč by růst měl vykazovat univerzální škálovací vztahy charakterizované

K dalšímu čtení...

- [1] West G. B. et al.: A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* 276, 122–126, 1997, DOI: 10.1126/science.276.5309.122.
- [2] Storch D.: Metabolická teorie biologie aneb Nová teorie všeho (živého)? *Vesmír* 83, 508, 2004/9.
- [3] Brown J. H. et al.: Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85, 1771–1789, 2004, DOI: 10.1890/03-9000.
- [4] Hatton I. A. et al.: The predator-prey power law: Biomass scaling across terrestrial and aquatic biomes. *Science* 249, aac6284, 2015, DOI: 10.1126/science.aac6284.
- [5] Hatton I. A. et al.: Linking scaling laws across eukaryotes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 116, 21616–21622, 2019, DOI: 10.1073/pnas.1900492116.
- [6] Ginzburg L., Damuth J.: The space-lifetime hypothesis: Viewing organisms in four dimensions, literally. *American Naturalist* 171, 125–131, 2008, DOI: 10.1086/523947.

tříčtvrtinovým koeficientem (když to tedy nesouvisí s metabolismem). Ian sice spekuluje o vlastnostech biologického růstu, který spočívá jednak v prostém zvětšování objemu, jednak v replikaci základních jednotek (buněk, jedinců, rodinných skupin...), ale zatím nic z toho není podloženo řádnými matematickými argumenty, které by vedly k tříčtvrtinovému koeficientu. Problém je v tom, že tento koeficient (a z něj odvozený koeficient $-1/4$) se vyskytuje v tak odlišných systémech, že vysvětlení musí spočívat v něčem zcela obecném, co jde mimo biologii jednotlivých skupin organismů a jednotlivých ekosystémů.

Už v roce 2008 upozorňovali Lev Ginzburg a John Damuth [6], že tříčtvrtinový koeficient může ve skutečnosti souviset s dimenzionalitou našeho světa, třemi rozměry prostorovými a jedním časovým, ale ani oni nepředložili matematicky rigorózní teorii. Upozornili však na jednu důležitou věc, totiž že možná děláme chybu, když se něco (třeba škálování metabolismu nebo růstu) snažíme odvodit z vlastností něčeho jiného (třeba z velikosti těla a souvisejících omezení). Zapomínáme totiž, že úplně všechno je produktem evoluce, čili například ani velikost těla není něco

neměnného a základního, co by nutně určovalo vše ostatní. Možná jde spíše o to, které kombinace vlastností dlouhodobě přežívají, než o to, co je příčinou čeho.

Ilustrujme si to myšlenkovým experimentem. Jak by živý svět vypadal, kdyby metabolismus i růst škálovaly s velikostí těla proporčně tedy s koeficientem rovným jedné? Vše by se zjednodušilo, jen by nastala jedna podivnost: počet potomků za jednotku času by nezávisel na velikosti těla (poněvadž ten je proporční produkci biomasy vztažené k jednotce hmotnosti), a tudíž i mortalita a doba dožití by musely být stejné pro organismy všech velikostí. Slon by žil nejen stejně dlouho jako myš, ale i stejně dlouho jako jednobuněčná měňavka. To zjevně nedává smysl; existuje řada pádných důvodů, proč větší organismy žijí déle než ty menší, a o to pomaleji se rozmnožují.

Je proto možné, že škálovací vztahy vyjadřují spíše než co jiného jakousi harmonii mezi různými vztahy, tedy jediné možné uspořádání, kdy různé procesy jsou dlouhodobě v rovnováze a vzájemném souladu. Proč by to ale vedlo právě ke tříčtvrtinovému škálovacímu koeficientu, to zatím netušíme. Třeba na něco přijdou čtenáři *Vesmíru*. ●