

Kapitola 2

Příroda aneb růst živé hmoty

Snad nejpozoruhodnějším atributem přirozeného růstu je to, kolik rozmanitosti je obsaženo v neodvratné shodnosti diktované základní genetickou výbavou, metabolickými procesy a limity stanovenými kombinací faktorů prostředí. Trajektorie veškerého organického růstu musí nabývat podoby omezené křivky. Jak již bylo uvedeno, mnoho podstatných variací v rámci této široké kategorie vedlo k formulaci různých růstových funkcí navržených za účelem nalezení nejbližších možných shod pro konkrétní čeledi, rody nebo druhy mikrobů, rostlin nebo zvířat, případně pro jednotlivé druhy. Křivky ve tvaru písmene S jsou běžné, ale stejně tak i ty, které odpovídají omezenému exponenciálnímu růstu, a existují (očekávané i překvapivé) rozdíly mezi růstem jednotlivců (a jejich základních částí, od buněk po orgány) a růstem celé populace.

Desetiletí trvajícím opomíjením Verhulstových průkopnických studií růstu odsunulo kvantitativní analýzy organického růstu až do počátku 20. století. Nejpozoruhodnější je, že Darwin se ve svém revolučním díle nezabýval růstem nijak systematicky a nepředložil žádnou historii růstu konkrétních organismů. Všiml si však důležitosti korelace růstu – „když se vyskytnou malé odchylky v kterékoli části a jsou akumulovány přirozeným výběrem, ostatní části se upraví“ (Darwin 1861, 130) – a citací z Goetha („aby utratila na jedné, na druhé straně je příroda nucena šetřit“) zdůraznil obecný růstový princip, totiž

že „přirozený výběr z dlouhodobého hlediska vždy uspěje v redukci a záchraně každé části systému, jakmile se stane nadbytečnou, aniž by to vedlo k tomu, že by se nějaká další část významně rozvinula v odpovídající míře“ (Darwin 1861, 135).

Tato kapitola se zabývá růstem organismů se zaměřením na ty formy života, které mají největší vliv na fungování biosféry a na přežití lidstva. To znamená, že se budu věnovat buněčnému růstu pouze v souvislosti s jednobuněčnými organismy, archey a bakteriemi – ale nenabídnou žádné průzkumy genetických, biochemických a bioenergetických základů procesu (ani v normální, ani v aberativní formě) u vyšších organismů. Informace o takovém buněčném růstu – o jeho genetice, řízení, promotorech, inhibitech a ukončení – jsou k dispozici v mnoha badatelských publikacích, viz například Studzinski (2000), Hall et al. (2004), Morgan (2007), Verbelen a Vissenberg (2007), Unsicker a Kriegelstein (2008) a Golitsin a Krylov (2010).

Nejpočetnějšími, nejstaršími a nejjednoduššími organismy v biosféře jsou archea a bakterie. Jedná se o prokaryotické organismy bez buněčného jádra a bez takových specializovaných membránou uzavřených organel, jako jsou mitochondrie. Většina z nich je mikroskopická, ale mnoho druhů má výrazně větší buňky a některé mohou tvořit neuvěřitelně velká seskupení. V závislosti na druhu a prostředí může být rychlý růst jednobuněčných organismů velmi žádoucí (zdravý lidský mikrobiom je pro naše přežití stejně důležitý jako jakýkoli klíčový tělesný orgán) nebo smrtelný. Rizika vyplývají z tak rozmanitých jevů, jako jsou bujení a šíření patogenů – ať už jde o infekční nemoci postihující člověka nebo zvířata, nebo virové, bakteriální a plísňové napadení rostlin – případně nekontrolovatelný růst mořských řas. Jejich bujení může zabít jinou biotu uvolňováním toxinů nebo tím, že jejich případný rozpad připraví mělké vody o normální obsah kyslíku, případně když anaerobní bakterie, kterým se v těchto vodách dobře daří, uvolňují vysokou koncentraci sirovodíku (UNESCO 2016).

Druhý předmět této kapitoly, stromy a lesy – rostlinná společenství, ekosystémy a biomy, jimž dominují stromy, ale které by se nedaly udržovat bez mnoha symbióz s jinými organismy – obsahují většinu

světové biomasy i většinu její rozmanitosti. Zjevný význam lesů pro fungování biosféry a jejich enormní (i když stále nedostatečně oceňovaný a nesmírně podhodnocený) přínos pro ekonomický růst a blahobyt člověka vedly k mnoha zkoumáním růstu stromů a produktivity lesů. Nyní celkem dobře rozumíme celkové dynamice a specifickým požadavkům těchto růstových jevů a můžeme také identifikovat mnoho faktorů, které s nimi interferují nebo mění jejich rychlosti.

Třetím tématem této kapitoly budou zemědělské plodiny, tedy rostliny, které byly domestikací výrazně pozměněny. Jejich počátky sahají do období kolem roku 8500 př. n. l. na Středním východě, přičemž nejčasnějšími domestikáty jsou pšenice jednozrnka, pšenice narduřelá dvouzrnka, ječmen, čočka, hrách a cizrna. Čínské proso a rýže se pěstovaly už v období 7000 až 6000 let př. n. l. a dýně byly v Novém světě pěstovány již 8000 let př. n. l. (Zohary et al. 2012). Následující tisíciletí tradičního výběru přinesla postupný nárůst výnosů, ale pouze moderní šlechtění plodin (hybridy, kultivary s krátkými stonky) v kombinaci se zlepšenými agronomickými metodami, přiměřeným hnojením a případně se zavlažováním a ochranou proti škůdcům a plevelům znásobilo tradiční výnosy sklizně. Další pokrok bude následovat z příštího rozvoje geneticky upravených rostlin.

V části o růstu zvířat se nejprve zaměřím na individuální vývoj a populační dynamiku několika významných volně žijících druhů, ale většinou se budu věnovat růstu domácích zvířat. Domestikace změnila přirozený růst všech zvířat chovaných na maso, mléko, vejce a vlnu. Některé z těchto změn vedly k mnohem rychlejšímu dospívání, jiné také vedly ke komerčně žádoucím, ale pochybným malformacím těla. První příklad ilustrují prasata, nejpočetnější velká masná zvířata. V tradičních asijských podmínkách byla zvířata obvykle ponechána, aby se postarala sama o sebe, takže vyhrabávala hlízy a požírala všechno jedlé (prasata jsou opravdoví všežravci). Ve výsledku mohlo trvat déle než dva roky, než dosáhla porážkové hmotnosti alespoň 75–80 kg. Naproti tomu moderní masná plemena chovaná v uzavřených stájích a krmená vysoce výživnou potravou dosáhnou porážkové hmotnosti sto kilogramů za pouhých 24 týdnů po odstavení (Smil 2013c). Těžká brojlerová kuřata se svými

mohutnými prsními svaly jsou pak nejlepším příkladem komerčně motivovaných malformací těla (Zuidhof et al. 2014).

Kapitola bude zakončena zkoumáním lidského růstu a některými jeho významnými poruchami. Nejprve načrtnu typický progres jednotlivých růstových vzorců výšky a tělesné hmotnosti od narození do konce dospívání a faktory, které podporují nebo narušují očekávaný výstup. Přestože byl celosvětový rozsah podvýživy značně snížen, nedostatek jídla obecně nebo konkrétních živin zejména stále ovlivňuje příliš mnoho dětí, což brání jejich normálnímu fyzickému a duševnímu vývoji. Na opačné straně lidského růstového spektra je znepokojivá míra obezity, která se stále více rozvíjí už v dětství. Než se však dostanu k podrobnostem růstu hlavních skupin organismů, musím představit metabolickou teorii ekologie. Tato teorie nastiňuje obecný přístup spojující růst všech rostlin a všech zvířat s jejich metabolismem a leckdo ji považuje za jeden z největších zobecňujících pokroků v biologii, zatímco jiní zpochybňují její významné vysvětlující schopnosti (West et al. 1997; Brown et al. 2004; Price et al. 2012). Její formulace vychází ze skutečnosti, že mnoho proměnných souvisí s tělesnou hmotností podle rovnice $y = aM^b$, kde y je proměnná, u které se předpokládá, že se bude měnit s tělesnou hmotností M , a je koeficient měřítka a b je sklon alometrického exponentu. Při dvojité logaritmické funkci se vztah stává lineárním: $\log y = \log a + b \log M$.

Studie na zvířatech se dlouho zabývaly vztahem velikosti těla k metabolickým charakteristikám, ale až když se metabolické měřítko rozšířilo na rostliny, bylo možné tvrdit, že míry produkce biomasy a růstu všech druhů organismů, od jednobuněčných řas k nejmohutnějším obratlovcům a stromům, jsou úměrné míře metabolismu, která roste s exponentem $\frac{3}{4}$ jejich tělesné hmotnosti M (Damuth 2001). Metabolická teorie pro rostliny, kterou předložili West et al. (1997), předpokládá, že hrubá fotosyntetická (metabolická) rychlost je určena potenciálními rychlostmi absorpce zdrojů a následnou distribucí zdrojů v rostlině prostřednictvím větvičích se sítí soběpodobné (fraktálové) struktury.

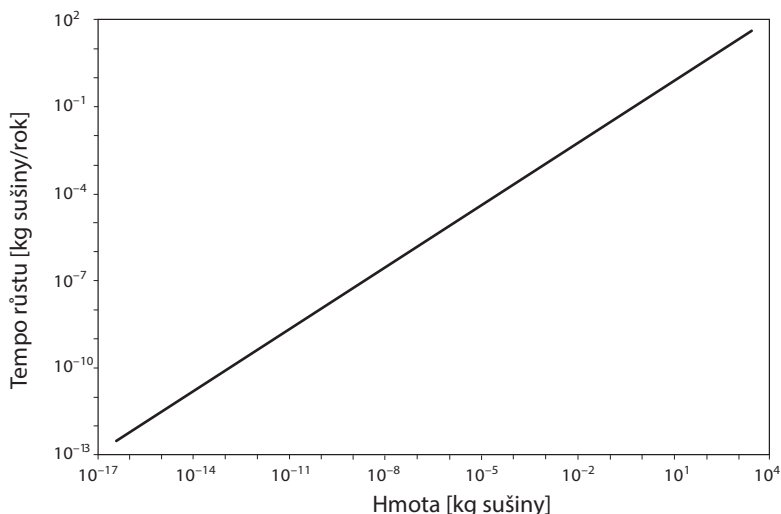
Původní model měl předpovídat strukturní a funkční vlastnosti nejen kardiovaskulárního a respiračního systému obratlovců, ale také

tracheální trubice hmyzu a vaskulárního systému rostlin. Na základě těchto předpokladů Enquist et al. (1999) zjistili, že roční míry růstu u 45 druhů tropických lesních stromů (vyjádřeno v kg sušiny) jsou v měřítku $M^{3/4}$ (tj. se stejným exponentem jako metabolismus mnoha zvířat), a tudíž rychlosti růstu o průměru D jsou v měřítku $D^{1/3}$. Niklas a Enquist (2001) následně potvrdili, že jediný alometrický model platí i pro autotrofní organismy, jejichž tělesná hmotnost se pohybuje v rozsahu 20 řádů a jejichž rozměry (buď průměr buňky, nebo výška rostliny) mají rozsah 22 velikostních řádů, od jednobuněčných řas po byliny a jednoděložné, dvouděložné a jehličnany (obrázek 2.1).

O několik let později Enquist et al. (2007) odvodili zobecněný model růstu rostlin založený na vlastnostech. Měřítko $^{3/4}$ se vztahuje také na kapacitu sběru světla, měřenou buď jako obsah pigmentu v buňkách řas, nebo jako fytohmota listové rostliny. Výsledkem je, že relativní rychlost růstu rostlin klesá s rostoucí velikostí rostlin jako $M^{-1/4}$ a primární produktivita je mírně ovlivněna druhovým složením: identická hustota rostlin s podobnou celkovou hmotou váže zhruba stejné množství uhlíku. Jednotné měřítko také znamená, že relativní rychlost růstu klesá s rostoucí velikostí rostlin jako $M^{-1/4}$. Kapacita sběru světla (obsah chlorofylu v buňkách řas nebo listové u vyšších rostlin) má rovněž měřítko $M^{3/4}$, zatímco velikost rostlin se mění v měřítku $M^{1/4}$.

Niklas a Enquist (2001) také dospěli k závěru, že rostliny - na rozdíl od zvířat, která mají podobné alometrické exponenty, ale odlišné normalizační konstanty (různé průsečíky v grafu růstu) - zapadají do jediného alometrického vzorce v celém rozsahu jejich hmotností. Tuto funkční jednotu vysvětluje závislost na fraktálových distribučních sítích potřebných k translokaci fotosyntátu a transpiraci vody: jejich evoluce (hierarchické větvení a sdílená hydromechanika a biomechanika) maximalizovala metabolickou kapacitu a účinnost maximalizací výměnných ploch a propustnosti při minimalizaci transportních vzdáleností a přenosové rychlosti (West et al. 1999).

Ekologové ale téměř okamžitě začali zpochybňovat univerzálnost metabolické teorie obecně a pozoruhodnou invariantnost exponentů napříč širokou škálou druhů a stanovišť zvláště. Na základě asi pěti set pozorování 43 druhů trvalek, jejichž velikost zabírala pět



Obrázek 2.1 Alometrický vzorec autotrofní hmoty a rychlosti růstu. Zdroj dat Niklas a Enquist (2001).

z dvanácti velikostních řádů cévnatých rostlin, Reich et al. (2006) nenalezli žádnou podporu pro exponent $\frac{3}{4}$ u nočního dýchání rostlin, a tudíž jejich celkového metabolismu. Jejich zjištění ukazovala na téměř izometrické měřítko, tj. exponent ~ 1 , eliminovala potřebu fraktálových vysvětlení exponentu $\frac{3}{4}$ a učinila nepravděpodobným jediný zákon metabolismu závislý na velikosti pro rostliny a zvířata.

Podobně Li et al. (2005) s využitím souboru údajů o lesní fytomase z více než 1200 ploch představujících 17 hlavních typů lesů v celé Číně zjistili exponenty v rozmezí od přibližně 0,4 (pro porosty boreálního jehličnatého lesa) po 1,1 (pro stálezelené duby cesmínovité), přičemž pouze několik lokalit vyhovovalo pravidlu $\frac{3}{4}$, a nenašli tedy žádný přesvědčivý důkaz o jediném exponentu konstantního měřítka pro vztah fytomasy a metabolismu v lesích. Muller-Landau et al. (2006) zkoumali rovněž rozsáhlý soubor dat z deseti prastarých tropických lesů (zahrnujících více než 1,7 milionu stromů), a prokázali, že změna měřítka růstu byla zjevně v rozporu s prognózami založenými na metabolické teorii, kdy pouze jedno z deseti stanovišť (horský les ve vysoké nadmořské výšce) se blížilo očekávané hodnotě.

Jejich výsledky byly v souladu s alternativním modelem, který bral rovněž v úvahu souboj o světlo, klíčový fotosyntetický zdroj, jehož dostupnost běžně omezuje růst tropických stromů. Modelování růstu rostlin, které závisí pouze na potenciálu pro zachycení a přerozdělení zdrojů, je chybné a neexistují žádné univerzální modelové vztahy růstu (ani úmrtnosti stromů) v tropických lesích. Coomes a Allen (2009) potvrdili tyto závěry demonstrací, jak Enquist et al. (1999) tím, že nezohlednili asymetrický boj o světlo, podcenili průměrný exponent měřítka pro růst průměru stromu: namísto 0,33 by průměr u studovaných kostarických lesních druhů měl být 0,44.

Místo toho, aby testovali předpovědi metabolické teorie, Price et al. (2012, 1472) zkoumali její fyzikální a chemické základy a její zjednodušující předpoklady a dospěli k závěru, že stále neexistuje „úplná, univerzální a kauzální teorie, která by vedla od geometrie sítě a minimalizace energie k modelům na úrovni individua, druhu, společenstva, ekosystému a globálního systému“. Uvedli, že vlastnosti modelu rozdělení jsou převážně specifické pro kardiovaskulární systém obratlovců a že empirická data poskytují pouze omezenou podporu modelu, a citovali Doddse et al. (2001), kteří tvrdili, že měřítko $3/4$ nelze odvodit z kapalinové optimalizace předpokládané Westem et al. (1997). Proto právě toto mohou být ty nejlepší závěry týkající se metabolické teorie: poskytuje pouze hrubý vhled popisem centrální tendence napříč mnoha řády; její hlavní princip měřítka $3/4$ není všeobecně platný, protože se nevztahuje na všechny savce, hmyz nebo rostliny; a je to jen krůček ke skutečně úplné kauzální teorii, která dosud neexistuje. Není divu, protože růst organismů a intenzita jejich metabolismu jsou příliš složité na to, abychom je mohli vyjádřit jediným úzce vyhraněným vzorcem.

Mikroorganismy a viry

Pokud by neviditelnost bez mikroskopu byla jediným kritériem klasifikace, pak by všechny viry byly mikroorganismy - ale protože tyto jednoduché svazky proteinem potažených nukleových kyselin (DNA

a RNA) jsou acelulární a nejsou schopné žít mimo vhodné hostitelské organismy, musí být klasifikovány samostatně. Existují některé mnohobuněčné mikroorganismy, ale většina mikrobů – včetně všech archeí a bakterií – je jednobuněčných. Tyto jednobuněčné organismy jsou nejjednodušší, nejstarší a zdaleka nejhojnější formy života – ale jejich klasifikace je všechno možné, jen ne jednoduchá. Dvě hlavní skupiny jsou rozděleny na základě jejich struktury a metabolismu. Prokaryotické buňky nemají ani jádro, ani jiné vnitřní orgány; eukaryotické buňky mají tyto membránou obalené orgány.

Archea a bakterie jsou dvě prokaryotické domény. Toto rozdělení je relativně nové: Woese et al. (1990) řadili všechny organismy ke třem primárním doménám (taxonomicky jde o kategorie nadříše) Archaea, Bacteria a Eucarya, a rozdělení se opírá o sekvenování párů bází v univerzálním ribozomálním genu, který kóduje buněčný aparát sestávající proteiny (Woese a Fox 1977). Pouze malý podíl eukaryot, včetně prvoků a některých řas a hub, je jednobuněčný. Základní trofické dělení je mezi chemoautotrofy (schopné zabezpečit uhlík z CO_2) a chemoheterotrofy, organismy, které zabezpečují svůj uhlík rozkladem organických molekul. První skupina zahrnuje všechny jednobuněčné řasy a mnoho fotosyntetizujících bakterií, druhá metabolická cesta je běžná u archeí a chemoheterotrofy jsou samozřejmě všechny houby a živočichové.

Další rozdělení jsou založena na různých environmentálních tolerancích. Kyslík je nezbytný pro růst všech jednobuněčných řas a mnoha bakterií včetně běžných rodů jako *Bacillus* a *Pseudomonas*. Fakultativní anaeroby mohou růst s tímto prvkem nebo bez něj a zahrnují takové běžně se vyskytující bakteriální rody jako *Escherichia*, *Streptococcus* a *Staphylococcus*, jakož i *Saccharomyces cerevisiae*, houbu odpovědnou za alkoholové kvašení a kynutí těsta. Anaeroby (všechna metanogenní archea a mnoho bakteriálních druhů) netolerují přítomnost kyslíku. Tolerance okolní teploty rozděluje jednobuněčné organismy na druhy psychrofilní schopné přežít při nízkých (i minusových) teplotách, mezofilní, jimž se nejlépe daří v mírném teplotním rozpětí, a termofilní, které mohou růst a reprodukovat se při teplotách nad 40 °C.