

## 5.

## Přeměna látek a energií – metabolismus

*Potřeba přísunu energie k udržení vlastního vysoce organizovaného stavu je jednou ze základních vlastností živé hmoty. O cestách, jimiž živočichové těží primárně sluneční energii z chemických vazeb, do kterých ji zabudovali autotrofové, se dozvíme v následující kapitole o metabolismu.*

Všechny životní pochody jsou poháněny z vnějšku dodávanou energií. Hybnou silou živočišného organismu je **energie získaná výlučně z chemických vazeb přijatých potravou**. Organické látky potravy slouží jako energetický zdroj, ale i jako substrát pro syntézu makromolekul vlastního těla. Platí obousměrný vztah, že využitelná energie je vázána na látky a naopak látky jsou štěpeny nebo syntetizovány s odevzdáním nebo dodáním energie. Pojem **metabolismus** lze chápat jako souhrn veškerých vnitřních i vnějších aktivit organismu, orgánu nebo buňky. Je měřítkem veškerých aktivit spojených s látkovými transformacemi nebo přesuny a s tím souvisejícími energetickými toky. Tak ho lze kvantifikovat jednotkami energie nebo analyzovat pomocí řetězců látkových přeměn. Soustředíme se nejprve na aspekt energetický, posléze na látkový.

### 5.1. Přeměny energie

Chemicky vázaná energie může být převáděna na jiné formy. Přeměna chemické energie živin na jiné formy energie probíhá v organismu zpravidla ve dvou krocích. Prvním je syntéza ATP na účet energie uvolněné rozkladem živin, druhým, obráceným pochodem je štěpení ATP a uvolňování různých druhů energie pro životní pochody. Výhodnost této dvoustupňovosti je v tom, že uvolněná energie se převádí na energii jediné látky – **ATP**, která je pak **univerzálním přenašečem a donorem energie** použitelným pro všechny biologické děje. Nevýhodou je to, že každá transformace energie je ze své podstaty ztrátová, protože část energie se vždy ztrácí ve formě vyzářeného nevyužitelného tepla. Biologické systémy tak do jisté míry utrácejí energii při početných transformacích, na druhé straně umí uvolňované teplo využívat pro termoregulaci. Energie, pro kterou není momentální využití, se ukládá do nově syntetizovaných zásobních energeticky bohatých látek pro využití pozdější.

### 5.2. Osud energie v těle

Energie uložená do makroergních vazeb ATP je v organismu zužitkována nejrůznějším způsobem. Především je neustále udržován **aktivní membránový transport** udržující integritu všech buněk, přičemž **Na/K antiport** nebo **Ca<sup>2+</sup> export** lze mezi mnoha jinými aktivními transporty řadit k nejvýznamnějším. **Svalová kontrakce** a buněčný pohyb obecně jsou dalšími ději významně zatěžujícími energetický rozpočet organismu. **Proteosyntéza** je dalším významným dějem spotřebovávajícím energii a v neposlední řadě cílená produkce **tepla**, zejména u endotermů.

### 5.3. Aerobní a anaerobní metabolismus

Většina živočichů se vyvinula a žije v atmosféře bohaté na kyslík a uvolňuje energii ze substrátů **aerobně** – oxidací kyslíkem. **Anaerobní** štěpení má nižší výnos energie a je omezeno na speciální případy a je vývojově původnější.

S **trvalým anaerobním metabolismem** se setkáváme u skupin živočichů, u kterých jsou základní životní cykly spojeny s nedostatkem kyslíku (např. u **střevních parazitů**, motolic, tasemnic). **Dočasný anaerobní metabolismus** je charakteristický pro živočichy, u kterých jen určité životní fáze jsou spojeny s dočasným nedostatkem kyslíku (např. mlži, larvy hmyzu žijící v bahně atd.). Produktem jejich anaerobní glykolýzy (viz dále) není jen kyselina mléčná, ale i jiné organické kyseliny (jantarová), vyšší i nižší mastné kyseliny a oxid uhličitý. Syntéza mastných kyselin probíhá u nich jinými cestami, než u vyšších organismů.

Platí ovšem, že s rostoucími metabolickými nároky vyšších fylogenetických skupin se víc a víc uplatňuje aerobní metabolismus na úkor anaerobního a například u hlavonožců je anaerobní metabolismus, podobně jako u obratlovců, omezen již jen na období při rychlém nástupu svalové činnosti.

U dospělého hmyzu, ačkoliv má ve srovnání s ostatními skupinami nejvyšší nárůst metabolismu při přechodu z klidu do letové

aktivity a spotřeba  $5 \text{ ml O}_2 \text{ min}^{-1} \text{ g}^{-1}$  při letu je největší známá biologická respirace, žádný kyslíkový dluh (viz dále) a tedy i jen přechodná anaerobní fáze neexistuje. Spotřeba  $\text{O}_2$  se bezprostředně po skončení letu vrací na předletovou úroveň.

## 5.4. Přeměny látek

Živočišné organismy využívají organických látek z potravy jednak jako zdrojů energie, jednak jako stavebního substrátu pro syntézu vlastních stavebních a funkčních makromolekul. Během těchto molekulárních transformací látek lze tedy rozlišit dva protichůdné, ale navzájem se doplňující pochody. **Anabolickými** pochody se označuje tvorba složitějších látek z jednodušších, **katabolickými** zase štěpení složitějších látek na látky jednodušší. Z energetického hlediska v prvním případě jde o děje, při kterých se energie spotřebovává, ve druhém se energie uvolňuje. Vzájemným propojením anabolických a katabolických dějů se vytvářejí v organismu různé meziproducty (intermediární metabolity). Pro přeměnu látek ve vnitřním prostředí se používá termín intermediární metabolismus. Slovo intermediární lze překládat jako: zprostředkující, tvořící mezičlánek.

### 5.4.1. Intermediární metabolismus

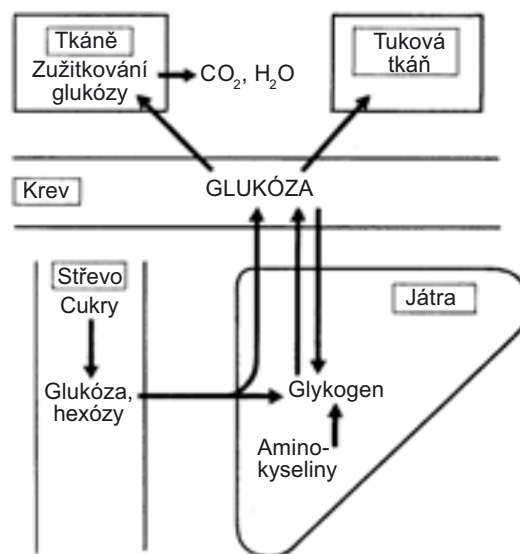
Živý organismus nutno chápat jako otevřený dynamický systém, který udržuje svou vnitřní dynamickou rovnováhu neustálou přeměnou látek a energií. **Dynamic-kou rovnováhou** rozumíme stálé obnovování vnitřního prostředí organismu při současném příjmu látek a energií z vnějšího prostředí a jejich opětovném výdeji do něj. Plynulost přeměny látek vyžaduje neustálou **metabolickou hotovost** (pool) základních látek, ze které si organismus odčerpává potřebné látky, ale do které jsou také stále přiváděny. O detailech přeměny jednotlivých živin musíme čtenáře odkázat na učebnice biochemie, uvádíme zde pouze základní kroky.

#### 5.4.1.1. Intermediární metabolismus sacharidů

Monosacharid **glukóza** je formou, kterou nejčastěji vstupují sacharidy do organismu, v této formě rovněž cirkulují v tělních tekutinách. Jejich další osudy schématicky obrázek 5.1. Organismus svými regulačními mechanismy (především hormonálně) udržuje hladinu krevní glukózy – **glykémii** konstantní (zvýšená hladina v krvi se nazývá **hyperglykémie**). Nadbytek glukózy se z krve vycytává a přeměňuje v játrech na **glykogen (glykogenosyntéza)**.

Podle potřeb organismu se v játrech mění na glykogen nejen glukóza, ale i fruktóza, manóza, kyseliny pyrohroznová a mléčná, stejně jako metabolity vznikající při štěpení tuků (glycerol) a glukogenní aminokyseliny. Vytvářejí-li se sacharidové molekuly z nesacharidových zdrojů, hovoříme o **glukoneogenezi**. **Glykogen je tedy**

**zásobní formou sacharidů**. Rozlišujeme glykogen jaterní (2–8 % celkové hmotnosti jater) a svalový (0,5–1,0 % celkové hmotnosti kosterních svalů).



Obr. 5.1. Schéma metabolismu sacharidů.

Evolucí se v živočišných buňkách vytvořily tři základní typy štěpení sacharidů: **1)** anaerobní glykolýza (glykogenolýza), **2)** aerobní pentózový cyklus, **3)** aerobní citrátový cyklus.

#### 5.4.1.1.1. Glykolýza (glykogenolýza)

Jde pravděpodobně o fylogeneticky původní formu anaerobního štěpení glykogenu a glukózy za vzniku různých metabolitů a energie. U recentních aerobních organismů funguje jako počáteční proces využití energie glukózy.

Anaerobní glykolýza je významná především v kosterních svalech. Probíhá-li intenzivní svalová činnost, zásobování svalů kyslíkem obvykle nestačí (systém pracuje na kyslíkový dluh). Při glykolýze vzniká mnoho **kyseliny mléčné**, která působí na organismus jako signál únavy a potřeby odpočinku. V následující klidové fázi se **splácí kyslíkový dluh** a nahromaděná kyselina mléčná je odbourána na kys. pyrohroznovou. Kromě kosterních svalů probíhá anaerobní glykolýza i v embryonálních tkáních, v sítnici oka, ale rovněž v nádorových tkáních.

#### 5.4.1.1.2. Pentózový cyklus

Tento cyklus je aerobní přeměnou šestiuhlíkatých molekul sacharidů (také se nazývá přímou oxidací sacharidů). Význam tohoto cyklu tkví v tom, že poskytuje velké množství vodíku (ve formě redukováného  $\text{NAD}^+$  tedy  $\text{NADH}$ ) pro nejrůznější redukční a syntetické pochody. Aktivita pentózového cyklu byla u obratlovců zjištěna mimo jaterní tkáň také ve tkáni tukové, kůře nadledviny, štítné žláze, erytrocytech a dalších tkáních. Tento cyklus slouží rovněž k syntéze pentóz, které buňka potřebuje ke tvorbě nukleových kyselin.

### 5.4.1.1.3. Citrátový cyklus (Krebsův cyklus)

Tento cyklus má centrální postavení v aerobním metabolismu sacharidů. Výchozí látkou je kys. citrónová (odtud pojmenování cyklu). Jeho průběh je lokalizován do matrix mitochondrií (viz níže). Celý uzavřený cyklus tvoří řada dílčích enzymatických dějů, při nichž se odštěpuje  $\text{CO}_2$  a také redukované NADH a FADH přenášející protony ( $\text{H}^+$  ionty) a elektrony do dýchacího řetězce. **NAD** (nikotinamidadenin dinukleotid) a **FAD** (flavinadenin dinukleotid) jsou **koenzymy** dehydrogenáz.

### 5.4.1.2. Vznik ATP a dýchací řetězec

**Glykolýza konvertuje na ATP jen malý díl energie využitelné oxidací glukózy.** Regenerace NADH na  $\text{NAD}^+$  a FADH na FAD v **dýchacím řetězci** mitochondrií je nezbytná, mají-li metabolické dráhy plynule probíhat. Tyto koenzymy jsou zprostředkovateli největšího energetického zisku v „energetických buněčných továrnách“ – **mitochondriích. Zde vznikne 95 % celkového ATP z aerobního štěpení glukózy.** Na glykolýzu probíhající v cytoplazmě připadá zbývajících 5 %.

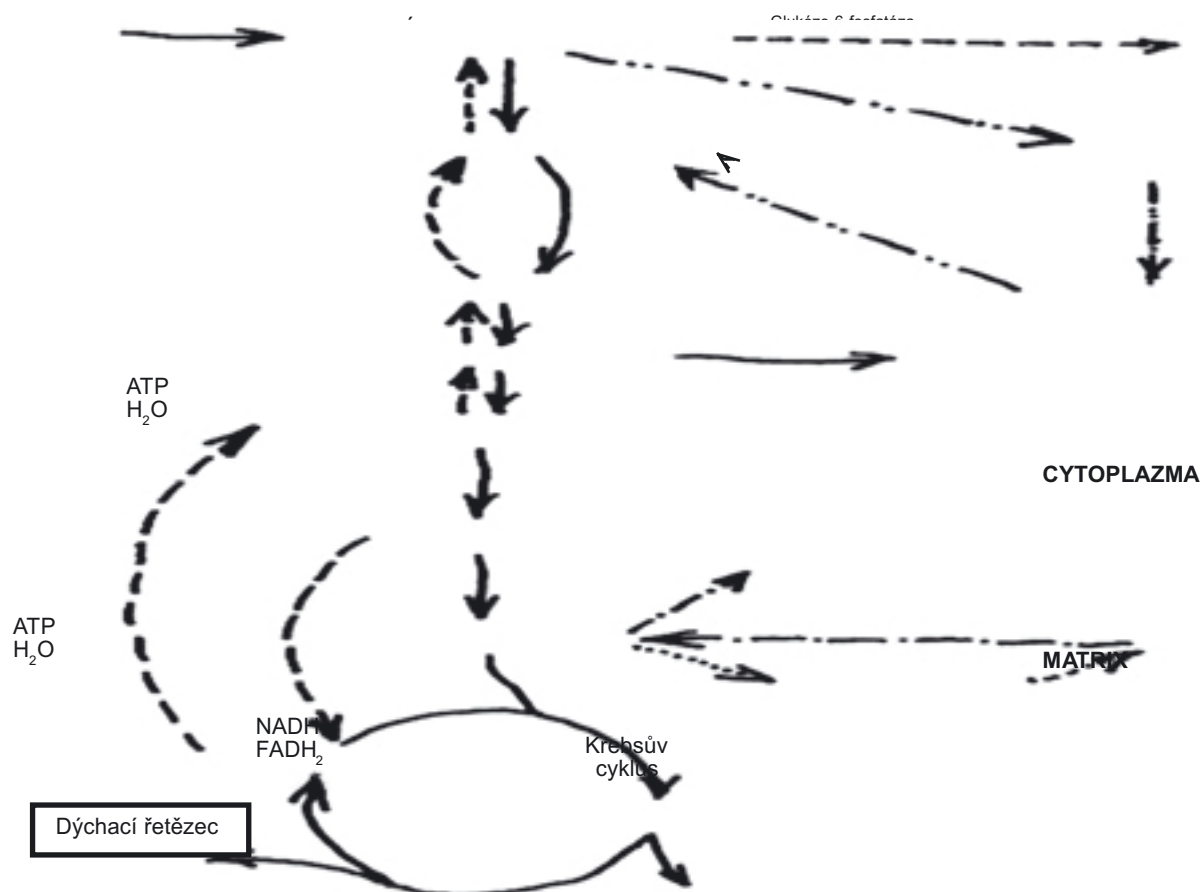
**Mitochondrie** jsou organely s dvojitou membránou, přičemž vnitřní membrána je bohatě zřasena do **krist** (kvůli maximálnímu povrchu) uzavírajíc vnitřní obsah nazývaný **matrix**. **Fylogenetický původ mitochondrií je odvozen od malých aerobních bakterií žijících původně symbioticky v hostitelské buňce.** Mají také svou vlastní DNA.

**Chemiosmotická teorie** popisuje spřažení regenerace  $\text{NAD}^+$  a FAD s tvorbou ATP v dýchacím řetězci probíhající na **kristách mitochondrií** takto: Elektrony (doručené NADH a FADH) jsou v dýchacím řetězci přenášeny kaskádou enzymů (**cytochromů**) zakotvených ve vnitřní membráně z vysoké energetické hladiny na nízkou až na finální akceptor kyslík. Z kyslíku molekulárního vzniká kyslík ionizovaný reagující nakonec s ionty  $\text{H}^+$  na vodu. Získanou energií jsou protony čerpány z matrix do prostoru mezi membránami. Výsledkem je **vysoký elektrochemický potenciálový rozdíl na vnitřní membráně**. Protony se pak mohou prostřednictvím zvláštního transmembránového přenašeče – ATP-syntetázy – vrátit zpět do matrix. **Energie tohoto zpětného toku  $\text{H}^+$  je využita k syntéze ATP,** které pak odchází do cytoplazmy.

Na vznik a význam dýchacího řetězce při fylogenetickém nástupu aerobního dýchání z prapůvodního anaerobního prostředí na Zemi existují různé hypotézy. Komplex cytochromů v mitochondriích mohl původně sloužit jako detoxifikační dráha stojící stranou jednoduchého anaerobního metabolismu. Mechanizmy k „uklizení“ destruujičích kyslíkových radikálů dnešních buněk využívají totiž podobných enzymatických drah. Původně ochranný mechanismus mohl být využit jako výkonnější „uvolňovač“ energie.

Při metabolismu sacharidů je uvolňováno poměrně značné množství energie a vzniká velké množství intermediárních metabolitů (obr. 5.2.).

**Biologická oxidace glukózy je tedy kaskádovitým dějem** postupného odebrání elektronů, kdy i ener-

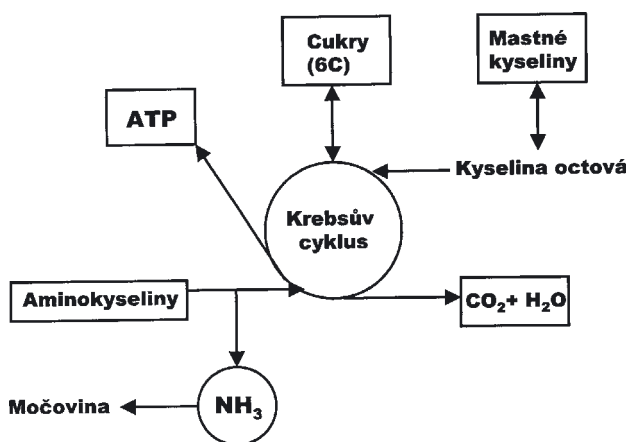


Obr. 5.2. Celkový pohled na metabolismus sacharidů s množstvím intermediárních metabolitů.

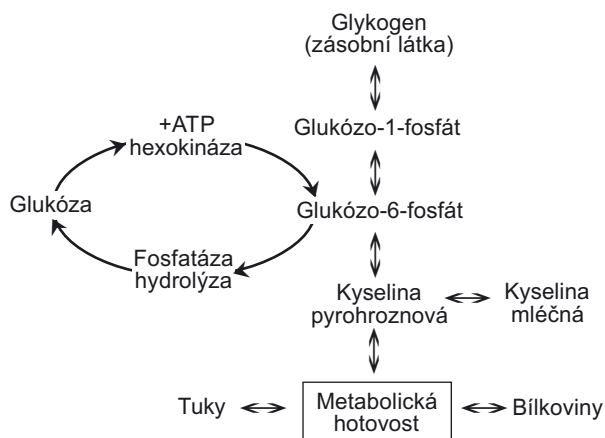
gie (včetně tepelné) je uvolňována po malých dávkách a pomalu. Jsou-li takto živiny biologicky zcela „spáleny“ až na konečné produkty bez využitelné energie ( $\text{CO}_2$  a vodu), odpovídá získaná energie energii uvolněné rychlou fyzikální oxidací – spálením, jejich **fyzikálnímu spalnému teplu** (viz níže). Pro úplné „spálení“ glukózy platí rovnice:



Glukóza a ostatní sacharidy nejsou jediným zdrojem energie uvolňované v Krebsově cyklu. Ve skutečnosti jsou **na citrátový cyklus napojeny i mastné kyseliny a aminokyseliny** (obr. 5.3.). Podle situace organismu je energie buď ukládána do rezerv nebo naopak využívána, utlizována. Mezi všemi druhy živin existuje metabolické propojení (obr. 5.4.).



Obr. 5.3. Vstup různých druhů živin do Krebsova cyklu za zisku energie. Při štěpení aminokyselin vzniká amoniak, ten je konvertován na močovinu.

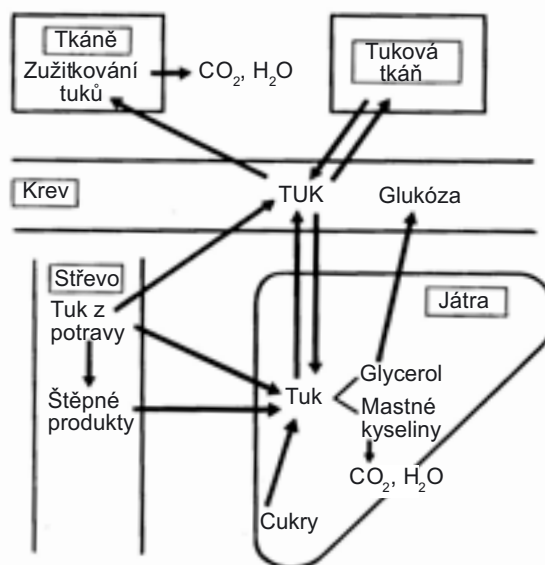


Obr. 5.4. Vztah mezi glukózou a ostatními energetickými zdroji organismu.

### 5.4.1.3. Intermediární metabolismus lipidů

Organismus si udržuje určitou hladinu lipidů v nitrobuňkách i mezibuněčných prostorech, tzv. **lipémii**. Organismem vstřebaný tuk je **1) komplexně oxidován** ve tkáních za uvolnění energie, **2) ukládá se jako neutrální**

tuk (triacylglyceroly) v buňkách tukové tkáně, **3) je včleňován** do struktur všech tkání (fosfolipidy). Zdroje zásobního tuku pocházejí **a) z tuku v potravě, b) ze sacharidů**. Hrubé schéma lipidového metabolismu je na obr. 5.5.



Obr. 5.5. Schéma lipidového metabolismu.

Zvláště významný je metabolismus cholesterolu a mastných kyselin.

**Cholesterol** má mimořádný význam, neboť je výchozí sloučeninou pro mnohé biologicky aktivní látky (steroidní hormony). V organismu je cholesterol endogenního nebo exogenního původu (z potravy). Biosyntéza endogenního cholesterolu probíhá v játrech, ale i ve sliznici tenkého střeva, nadledvinkách, ledvinách, pohlavních a mléčných žlázách. **Tvorbu** endogenního cholesterolu reguluje především hladina volného cholesterolu ve tkáních. **Odbourávání** cholesterolu probíhá hlavně v játrech jeho přeměnou na žlučové kyseliny, v nadledvinkách na kortikoidy, v pohlavních žlázách na steroidní hormony a ve sliznici tenkého střeva se mění účinkem bakterií na koprostanol. **Ukládání** cholesterolu ve stěnách cév podmiňuje nástup aterosklerotických změn.

Lipidy se v organismu štěpí na své základní složky: glycerol a mastné kyseliny. **Glycerol** vstupuje do metabolické cesty sacharidů a **mastné kyseliny** se katabolizují především v játrech, ale i v dalších orgánech (např. v kosterních svalech, myokardu, mozku, slezině, plicích, ledvinách). Než mohou mastné kyseliny vstoupit do Krebsova cyklu, musí být rozštěpeny a konvertovány na Acetyl-KoA. Tento proces probíhá v matrix mitochondrií a nazývá se **beta oxidace**. Jde o postupné odštěpování dvojuhlíkatých fragmentů a jejich navazování na koenzym A.

V některých případech se dvojuhlíkaté štěpy navzájem slučují za vzniku **ketoláték** (kyselina acetoctová, aceton, kys. hydroxymáselná). Pokud se ketolátky v organismu dostatečně neoxidují, jejich hladina se v krvi zvyšuje a vylučují se močí. Tento stav, který nazýváme ketózou, nastává zejména tehdy, kdy v důsledku chybění sacharidů se potřebná energie musí získávat výlučně oxidací mastných kyselin (viz str. 120).



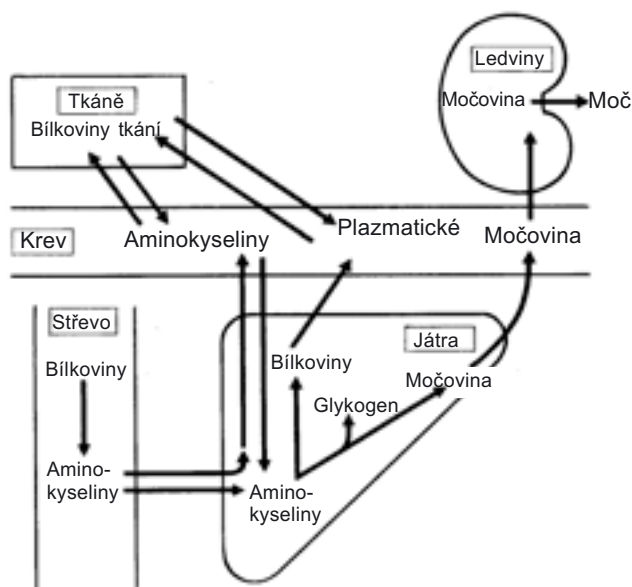
Biosyntéza mastných kyselin probíhá v podstatě opačným pochodem než jejich štěpení zejména v játrech, tukové tkáni, ale i ve střevě a plicích. Lipidy potom vznikají esterifikací těchto mastných kyselin s glycerolem.

Lipidické látky jsou obecně **špatně rozpustné ve vodě** a proto jejich **transport** je možný jen **prostřednictvím jiných, polárních látek** a jejich zhodnocení v metabolismu je možné pouze po přeměně na polárnější látky (viz také str. 102). **Triacylglyceroly tedy slouží organismu především jako energetická zásoba**, z níž však mohou být kdykoli volné mastné kyseliny uvolněny. Triacylglyceroly musejí být transportovány vodním prostředím krve a lymfy sbalené v „jádro“ transportních částic, kde úlohu povrchového polárního obalu hrají především proteiny (ale i polární lipidy). Tak vznikají tzv. **lipoproteiny plazmy**. Podle své hustoty se dělí do pěti tříd: chylomikrony, VLDL (**v**ery **l**ow **d**ensity **l**ipoproteins), IDL (**i**ntermediate **D**L), **LDL** (**l**ow **D**L) a **HDL** (**h**igh **D**L). Role cholesterolu na degenerativních změnách cévních stěn – ateroskleróze – je zásadně závislá na typu jeho transportního nosiče (LDL z jater ke tkáním, HDL ze tkání do jater).

#### 5.4.1.4. Intermediární metabolismus bílkovin

**Bílkoviny tvoří základ struktury živé hmoty** a díky enzymatické aktivitě i určující **regulační nástroj** veškerých **buněčných funkcí** (viz str. 13). Jejich základní jednotkou jsou aminokyseliny, které se navzájem spojují v peptidové řetězce. Z určité sekvence aminokyselin je pak odvozena specifická terciární struktura bílkovin a poloha jejich vazebných skupin. **Proteosyntéza** je složitý, vícestupňový a přesně regulovaný děj zásadního funkčního významu.

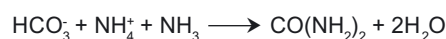
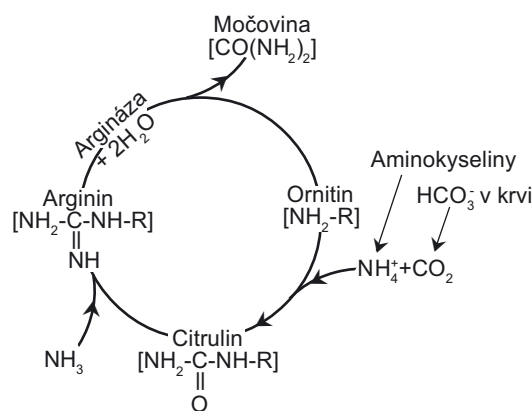
**Katabolismus bílkovin.** Aminokyseliny uvolněné hydrolyzou bílkovin a peptidů jsou vstřebávány do střevních kapilár a odtud transportovány portální žilou do jater. Jejich prostřednictvím se dostávají do celého oběhu (obr. 5.6.).



Obr. 5.6. Schéma metabolismu bílkovin.

Současně dochází ve většině tkáňových bílkovin plynně ke štěpení a uvolňování aminokyselin, které se potom stávají součástí „celkové aminokyselinové hotovosti“. Takto uvolněné aminokyseliny se buď **a)** využívají k proteosyntéze jiných makromolekul, **b)** vstupují do metabolických dějů za vzniku různých metabolitů nebo **c)** katabolizují se za poskytnutí energie. Do katabolických procesů vstupují aminokyseliny prostřednictvím citrátového cyklu. Při metabolismu aminokyselin vzniká amoniak. Protože je toxický, je nutná jeho přeměna na močovinu i za cenu energetických nároků (4 ATP).

**Tvorba močoviny.** Tato tvorba probíhá v **játrech** a spočívá v zásadě na spojení dvou molekul  $\text{-NH}_2$  s jednou molekulou  $\text{CO}_2$  za současné eliminace vody. Probíhá prostřednictvím cyklického systému enzymových reakcí – **ornitinový cyklus** (obr. 5.7.)



Obr. 5.7. Ornitinový cyklus. Amoniak uvolňovaný štěpením aminokyselin je za spotřeby energie konvertován na močovinu.

#### 5.4.1.5. Metabolismus nukleových kyselin

V organismu živočichů probíhá specifická biosyntéza nukleových kyselin a jejich součástí do komplexních útvarů polynukleotidů. Nukleové kyseliny se **syntetizují** ze sloučenin endogenního původu. Ribóza a deoxyribóza se získávají přeměnou glukózy v pentózovém cyklu. Puriny a pyrimidiny si dovede organismus syntetizovat sám a není třeba je dodávat v potravě. Při **katabolismu** nukleových kyselin se tyto látky štěpí pomocí enzymů nukleáz (ribonukleáz a deoxyribonukleáz) na mononukleotidy. Mononukleotidy se štěpí nukleotidázami na nukleozidy a kys. fosforečnou. Nukleozidy jsou potom štěpeny nukleozidázami na dusíkaté báze a pentózy. Ty potom vstupují do metabolických dějů organismu prostřednictvím aerobní glykolýzy. Puriny se štěpí za vzniku různých katabolitů, které jsou specifické svou přítomností pro určité živočišné skupiny. Z těchto katabolitů jsou významné zejména: xantin, kys. močová, allantoin, močovina, amoniak a oxid uhličitý. Pyrimidiny se po deaminaci mění na močovinu a oxid uhličitý.

## 5.5. Regulace metabolismu

Jestliže chápeme pojem metabolismus široce jako souhrn veškerých životních dějů, platí pak o jeho řízení to, co již o regulacích bylo řečeno v obecné části. Dominantní postavení v centrálním řízení má hypothalamo-hypofyzární systém a jeho endokrinní a nervové vegetativní dráhy. Ve smyslu řízení metabolismu jednotlivých buněk nebo tkání se kromě centrálních uplatňují také látkové signály místní – parakrinní. Ještě níže, už přímo v rámci jedné buňky probíhá negativně zpětnovazebná regulace tak, že nahromadění produktů (např. ATP) metabolických drah tlumí jejich průběh. Naopak odběr produktů (zvýšená poptávka) nebo nahromadění ADP zrychluje jejich syntézu (nabídku).

O hormonech majících vztah ke konkrétním druhům živin se dočteme ve speciální části věnované endokrinnímu řízení.

## 5.6. Energetický ekvivalent

Každá organická látka je charakteristická obsahem svého energetického potenciálu a také jiným poměrem spotřebovaného kyslíku k uvolněné energii ( $Q$ ):  $Q = C \times VO_2$  kde  $C$  je termický koeficient kyslíku vyjádřený v joulech,  $VO_2$  představuje objem spotřebovaného kyslíku. **Množství energie uvolněné při spotřebě jednoho litru kyslíku** je u různých živin odlišné. Tento vztah:  $Q/VO_2$ , nazýváme **energetickým ekvivalentem**. Pro sacharidy má energetický ekvivalent hodnotu 21 kJ, pro lipidy cca 19 kJ a pro proteiny přes 18 kJ. Průměrná hodnota je asi 20,1 kJ.l<sup>-1</sup>. Nižší hodnota u proteinů se vysvětluje tím, že dusík obsažený v bílkovinách se vylučuje převážně ve formě látek, které ještě obsahují určité kvantum energie (např. močovina).

Přesněji lze složení spalované směsi zjistit pomocí **respiračního kvocientu**:  $RQ = \text{vydaný } CO_2 / \text{spotřebovaný } O_2$  a vyloučeného dusíku močoviny.

Respirační kvocient může v jistých mezích indikovat poměr mezi podílem sacharidů a tuků v metabolizované směsi.  $RQ$  při metabolizování sacharidů je blízký 1,0 (stav sytosti), při tukovém metabolismu (hladovění) klesá až k 0,7. Vyloučený dusík umožňuje kalkulovat množství katabolizovaných bílkovin (1 g N je ekvivalentní 6,25 g bílkovin).

## 5.7. Spalné teplo

Celkové množství energie, které je v jednotlivých živinách chemicky vázáno, posuzujeme podle spalného tepla. To znamená podle množství energie, která se uvolní při úplném spálení jednoho gramu živiny v kalorimetrické bombě. Pro látky sacharidové povahy je to 17 kJ, pro proteiny 23 kJ a pro lipidy asi 38 kJ. Tyto hodnoty nazýváme již zmíněným fyzikálním spalným teplem. Nejsou

zcela totožné s hodnotami spalného tepla substrátů, které se uvolní v organismu. V tom případě hovoříme o **fyzilogickém spalném teple**. Toto je v případě sacharidů a lipidů téměř totožné s fyzikálním spalným teplem, u proteinů je ale zřetelně nižší (asi 16,7 kJ). Toto snížení připadá na vrub skutečnosti, že katabolity proteinového metabolismu obsahují ještě určité množství energie.

Množství energie uvolňované organismem je možno stanovit tzv. kalorimetricky.

**Přímá kalorimetrie** vychází z faktu, že mírou všech energetických přeměn je i množství odpadního tepla. V technicky poměrně náročných komorových kalorimetrech lze registrovat množství vydaného tepla a převážný podíl mechanické práce (např. pomocí bicyklového ergometru).

**Nepřímá kalorimetrie** vychází z toho, že veškerá energie, využívaná aerobionty je uvolňována oxidací kyslíkem. Proto spočívá na měření spotřeby kyslíku a přinejmenším v lidské fyziologii prakticky zcela nahradila technicky mnohem složitější přímou kalorimetrii.

## 5.8. Klidový metabolismus

Je to taková úroveň metabolismu, při které je organizmus **ve stacionárním stavu**. Zahrnuje energii potřebnou zejména na udržení stálého iontového složení a na resyntézu „opotřebovaných“ bílkovin. Specializované orgány potřebují rovněž energii na udržení své funkce (stahy srdeční, činnost dýchacích svalů, zpětná resorpce v ledvinách apod.). Jednotlivé orgány mají různou úroveň metabolismu. Mezi **nejaktivnější** orgány patří **srdce a ledviny**. Na **celkovém metabolismu** se však největším procentem podílí **kosterní svalovina**.

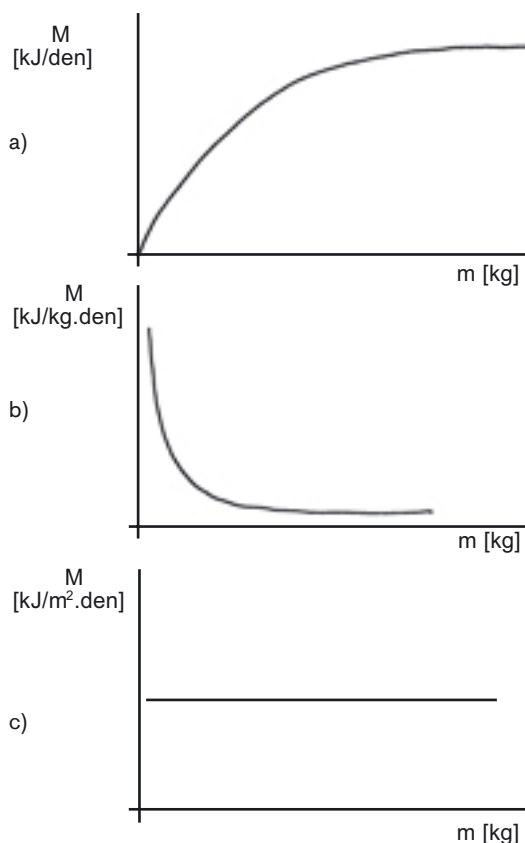
U **homiotermů** je základní hodnotou celkového metabolismu **metabolismus bazální**. Jde o energetické toky potřebné k udržení základních životních funkcí, včetně teploty těla. Proto se měří: 1) v tělesném klidu 2) v zóně termoneutrality 3) na lačno.

## 5.9. Metabolismus a velikost těla

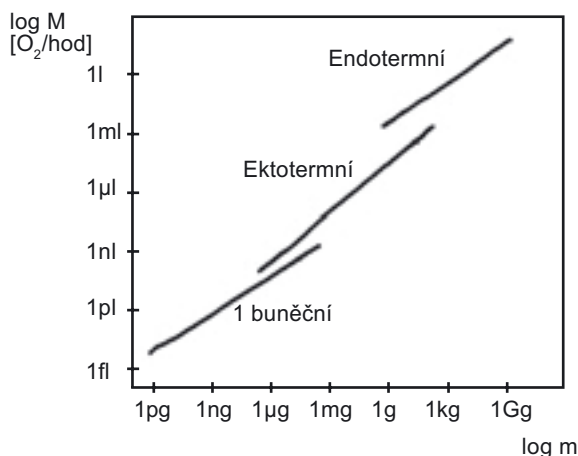
**Mezi tělesnou hmotností a hladinou metabolismu**, která se dá dobře popsat jako množství spotřebovaného kyslíku, **existuje mocninový vztah** (obr. 5.8.a). Na log/log osách tedy dostaneme vztah linearizovaný (obr. 5.9.).

Je pozoruhodné, že jednobuněčným poikilotermům roste s hmotností metabolismus méně než poikilotermům mnohobuněčným. Dále platí, že mnohobuněčný živočich má asi 10x větší hladinu metabolismu, než stejně hmotný jednobuněčný. Vysvětlení může být založeno na tom, že spotřeba  $O_2$  a obecně výměna látek s okolím je úměrná povrchu buněk a mnohobuněčný živočich má větší celkový povrch, než má jediná buňka stejné velikosti a hmoty.

Hodnota bazálního metabolismu vztažená na kg hmotnosti těla se u jednotlivých druhů savců velmi liší.



Obr. 5.8. Vztahy mezi metabolizmem (M) a tělesnými parametry. a) absolutní hodnota M (energetických toků) roste s velikostí těla, b) vzhledem k jednotce hmotnosti těla (jedné buňce) M směrem k větším živočichům klesá, c) na jednotku tělesného povrchu je M stejný bez ohledu na hmotnost – M je těsně vázán na povrch.



Obr. 5.9. Závislost metabolizmu (M) na velikosti těla u různých skupin živočichů znázorněná na logaritmických osách. Endotermní mají vyšší M než stejně velcí ektotermní, ektotermní mnohobuněční mají vyšší M než stejně velcí jednobuněční.

**Těžší jedinci mají relativně nižší úroveň bazálního metabolizmu.** Tento fakt platí nejen mezidruhově, ale i vnitrodruhově (obr. 5.8.b).

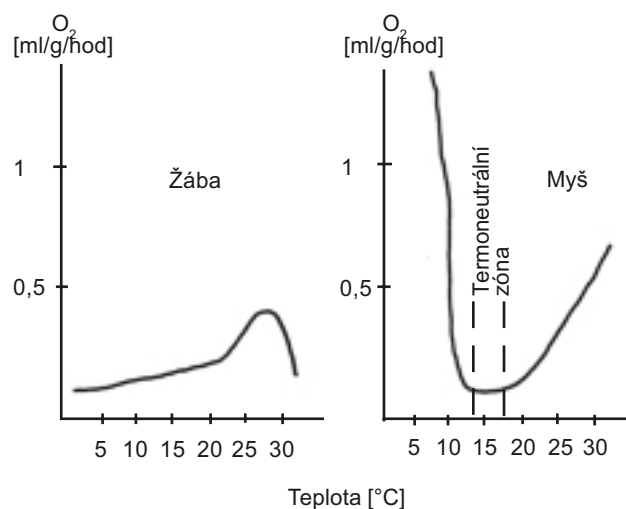
Vztáhne-li se však hodnota bazálního metabolizmu na jednotku povrchu těla (tj. na  $m^2$ ), vychází až překvapivě shodná. Platí zde tzv. **Rubnerův povrchový zá-**

**kon**, hovořící o tom, že s relativním zvětšováním povrchu těla homoiotermních živočichů se zvětšuje i jejich metabolizmus (obr. 5.8.c). Ukazuje se opět, že **metabolizmus je pevně svázán s povrchem těla**. Látkové a energetické výměny organismu s okolím jsou totiž ze své podstaty ději využívajícími tělesný povrch.

Platnost tohoto zákona je však omezená, protože intenzita metabolizmu nezávisí pouze na velikosti povrchu těla. Na vydávání tepla do prostředí má vliv i síla vrstev podkožního tuku, prokrvení kůže a pokryv peřím nebo srstí.

## 5.10. Faktory ovlivňující intenzitu metabolizmu

Intenzita přeměny látek je ovlivňována řadou faktorů, z nichž nejvýznamnější jsou následující: **1) Okolní teplota** – u **poikilotermů** velikost klidového metabolizmu stoupá se stoupající teplotou až po určitou mez (zhruba  $40\text{ }^\circ\text{C}$ ). Při vyšších teplotách dochází k ireversibilní denaturaci enzymů a intenzita metabolizmu klesá (obr. 5.10.). U **homoiotermů** naopak snížená teplota okolí podstatně zvyšuje metabolizmus, čímž se kompenzují zvětšené tepelné ztráty, stoupá však i při příliš vysokých teplotách.



Obr. 5.10. Metabolizmus ektotermů a endotermů v závislosti na teplotě prostředí. U ektotermů metabolizmus s teplotou roste, pokud není překročena kritická teplota. U endotermů roste s extrémními teplotami. V tzv. termoneutrální zóně je spotřeba energie na termoregulaci minimální.

**2) Specificko-dynamický účinek potravy (SDÚ)** – je dán zvýšenou intenzitou trávicích pochodů a tím, že se zvyšuje syntéza složitějších látek z látek jednodušších. SDÚ se projevuje především po požití bílkovin, v menší míře po požití sacharidů a lipidů. Kromě toho vzniká SDÚ při zvýšené přeměně bílkovin na močovinu v játrech v ornitinovém cyklu (spotřebovává se při něm poměrně velké množství ATP). **3) Fyziologické a patofyziologické faktory**, např. změny během ontogeneze a za hladovění (vztaženo na jednotku hmotnosti), dále

při graviditě a laktaci. **4) Svalová práce** – mírná (např. pohyb pažemi) zvyšuje metabolismus více než dvakrát, intenzivní (chůze a běh) 5–10krát.

## 5.11. Požadavky na potravu – výživa

Podat jednotný přehled požadavků na složení potravy živočichů je vzhledem k obrovské pestrosti typů potravních adaptací obtížné. Jen ve třídě hmyzu nalezneme až bizarní specializace na substráty, které potravu ani příliš nepřipomínají: dřevo, vosk, chitin, savčí srst nebo výkaly. O specializacích trávicích soustav na rozmanité druhy potravy si řekneme v kapitole o trávení. Obecně však platí, že spektrum trávicích enzymů musí odpovídat spektru živin. Nejsou-li živočichové sami vybaveni příslušnými enzymy (např. pro trávení celulózy), mohou využívat trávicích schopností **endosymbiotických mikroorganismů**. Tím se jejich potravní možnosti dalekosáhle rozšiřují. Není-li živočich schopen určitou životně důležitou látku syntetizovat sám nebo s pomocí mikrosymbiontů, nazýváme takovou složku potravy **esenciální**.

Obecně vzato, dostatečná výživa musí dodat živočišnému organismu **dostatek energie** pro životní pochody a **látky pro stavbu i funkci jeho těla**. Je to zpravidla určité množství bílkovin (s esenciálními aminokyselinami) a sacharidů, minerální látky (včetně stopových prvků), esenciální mastné kyseliny a vitaminy. Dále musí být k dispozici **dostatek vody**.

Z hlediska výživy dělíme živočichy na **monofágní** a **polyfágní**.

**Monofágní výživa** (specializace pouze na určitý typ potravy) se vyskytuje zejména u některých druhů hmyzu (listí moruše – *Bombyx mori*, včelí vosk – *Galleria mellonella*). Většina organismů je **polyfágních**.

Jiným hlediskem je dělení živočichů podle převažující složky potravy kterou přijímají, a to na **býložravce** (herbivora), **masožravce** (carnivora) a **všežravce** (omnivora). Podle charakteru potravy lze diferencovat organismy na biofágní a nekrofágní. První se živí živými organismy a to buď rostlinami (živočichové fytofágní), nebo živočichy (živočichové zoofágní). Zvláštním případem biofágie je kanibalismus, který může být buď kronismus (požírání vlastních mláďat), nebo kainismus (požírání sourozenců mezi sebou). Nekrofágní organismy se živí odumřelými organismy. Nekrofágie může být saprofágní (odumřelí živočichové), dentrofágní (odumřelé rostliny), nebo koprofágní (výkaly).

V průběhu fylogeneze můžeme pozorovat různé typy a způsoby výživy, charakteristické pro určité skupiny živočichů. Některé jednobuněčné organismy mají ještě částečnou schopnost využívat dusík a uhlík z anorganických látek, podobně jako rostliny (bičíkovci r. *Euglena*). Většina jednobuněčných však již potřebuje ve své výživě organické látky. Vyšší živočichové mají velmi rozmanité nároky na potravu, i když ta z hlediska výživového obsahuje v zásadě stejné látky.

S fylogenetickým vývojem stoupá počet vitaminů či jiných biologických působků nutných pro zdárný prů-

běh všech životních funkcí. Hmyz např. potřebuje ve výživě cholesterol, kys. linolovou, thiamin, riboflavin, niacin, kys. pantotenovou, pyridoxin, biotin, cholin, kys. listovou tedy vitaminy rozpustné ve vodě. U savců jsou navíc potřebné vitaminy rozpustné v tucích. Někteří ze savců nejsou schopni syntetizovat v těle vitamin C. Přezvýkaví býložravci jsou skupinou živočichů, kteří dovedou trávit celulózu díky přítomnosti symbiotických mikroorganismů v trávicí soustavě.

\* \* \*

Z pochopitelných důvodů je nejlépe prozkoumána problematika výživy u obratlovců, zejména u člověka. Krátce se u ní zastavme.

### 5.11.1. Základní složky potravy obratlovců

#### 5.11.1.1. Sacharidy

Sacharidy se dostávají do organismu zejména ve formě polysacharidů, v menší míře disacharidů a monosacharidů.

Někteří živočichové mohou dávat přednost určitým cukrům potravy. Např. kolibříci vyhledávají nektar rostlin se sacharózou (fruktóza u nich vyvolává průjmy). Naopak evropská zpěvní ptáci fruktózu upřednostňují. V organismu se sacharidy vstřebávají nejčastěji ve formě glukózy. Hyperglykémie nevzniká při nadměrném příjmu škrobových látek (na rozdíl od disacharidů), neboť tento polysacharid se v trávicím traktu rozkládá pomalu a organismus jej může využít k syntéze glykogenu.

#### 5.11.1.2. Lipidy

Spotřeba tuků a mastných kyselin z nich závisí na klimatických podmínkách, ve kterých daný organismus žije a na jeho fyzické zátěži. Představují hlavní energetickou rezervu organismu. Kromě toho jsou lipidy základní složkou buněčných membrán. Zásadní význam má především dodávání **esenciálních mastných kyselin**, které organismus nedovede syntetizovat. Mají podobný účinek jako vitaminy, pouze s tím rozdílem, že jejich účinek je obecnějšího charakteru. V tucích jsou také rozpustné některé vitaminy (A,D,E,K).

#### 5.11.1.3. Bílkoviny

Zdrojem bílkovin pro člověka a živočichy je rozmanitá potrava rostlinného a živočišného původu. Živočišné bílkoviny mají většinou úplnější spektrum **esenciálních aminokyselin**. Při jejich nedostatku dochází k vážným funkčním poruchám organismu. Počet esenciálních aminokyselin není pro všechny živočišné organismy stejný. Některá aminokyselina je esenciální pro více druhů živočichů, jiná jen pro některé. Z aminokyselin esenciálních si může organismus vytvořit i postradatelné (nahraditelné) aminokyseliny. Přehled esenciálních aminokyselin u člověka nalezneme v tabulce 5.1.



	minimální denní příjem
valin	0,8g
leucin	1,1g
isoleucin	0,7g
threonin	0,5g
methionin	1,1g
lysin	0,8g
fenylalanin	1,1g
tryptofan	0,3g

Tab. 5.1. Esenciální aminokyseliny pro člověka.

Aminokyseliny jsou potřebné nejen pro tvorbu strukturních bílkovin ve tkáních, ale i pro vytvoření jisté hladiny volných aminokyselin – **aminokyselinovou hotovost**. Je-li v této hotovosti některé aminokyseliny malé množství, narušují se metabolické děje organismu. **Anti-aminokyseliny** jsou zvláštní sloučeniny, znemožňující využívání některých aminokyselin z potravy. Svou chemickou strukturou se podobají aminokyselinám, ale v jejich struktuře molekuly je malá změna. Zabírají v buňkách místo skutečným aminokyselinám a znemožňují tak původní fyziologickou funkci určité struktury. V některých případech se určitá aminokyselina v organismu nevyužívá. Příčinou je chybění specifického enzymu potřebného pro její metabolismus. Bývá to podmíněno genetickou poruchou. Například při nervové chorobě fenylketonurii chybí v organismu enzym nutný pro přeměnu aminokyseliny fenylalaninu.

Vedle kvalitativního zastoupení jednotlivých aminokyselin v přijímaných bílkovinách musí být zajištěna i jejich kvantita.

Stejně jako nedostatek, je pro organismy nebezpečný i nadbytek bílkovin v potravě. Živočiškové nemají schopnost vytvářet zásoby bílkovin v těle. Pokud jich přijímají nadbytek, musí je i metabolicky odbourávat. Tím zatěžují zejména játra, ledviny a zvyšuje se pravděpodobnost onemocnění kloubů.

#### 5.11.1.4. Voda, minerální látky a stopové prvky

**Voda je nezbytnou složkou potravy.** Živočiškové ji získávají pitím, v pevné potravě, případně metabolickými ději.

**Chybění, ale i nadbytek některé minerální látky** v organismu **má negativní vliv na různé životní děje.** Při nedostatku vápníku v potravě se odvápnují kosti a dochází ke změně dráždivosti nervů a svalů. Při nedostatku chromu se zvyšuje hladina cholesterolu a porušuje se vidění. Nedostatek železa způsobuje chudokrevnost a únavu. Při sníženém přívodu zinku dochází k poruchám růstu a snižuje se hojení ran. Při předávkování zinkem organismus slábne a hrozí mu otrava. Hladina minerálních látek je v organismu regulována nervovou soustavou (vyhledávání vhodné potravy) a hormonálně (např. hladinu vápníku řídí parathormon a calcitonin, sodíku a draslíku mineralokortikoidy, hladinu jódu tyroxin). Přehled minerálů a stopových prvků a jejich význam pro člověka je v tabulce č. 5.2.

Prvek	Význam
Draslík	hlavní intracelulární kationt
Chlor	žaludeční HCl udržení osmolality tělesných tekutin
Chrom	syntéza RNA metabolismus sacharidů a lipidů
Fosfor	stavba kostí
Fluor	metabolismus vápníku
Hořčík	proteosyntéza, imunita
Jód	syntéza hormonů štítné žlázy
Kobalt	součást vit. B <sub>12</sub>
Mangan	metabolismus lipidů citrátový cyklus
Molybden	metabolismus kys. močové, xantinu
Selen	antioxidans
Sodík	hlavní extracelulární kationt membránové transporty
Vápník	tvorba kostí, signální úlohy
Zinek	syntéza nukleových kyselin imunita, metabolismus sacharidů
Železo	tvorba hemoglobinu

Tab. 5.2. Přehled důležitých prvků a jejich význam pro člověka

#### 5.11.1.5. Vitaminy

**Působí jako součást enzymů – koenzymy,** které i v malých množstvích umožňují průběh různých metabolických reakcí. Do organismu živočichů se musí vitaminy dostávat v hotové nebo v inaktivní formě jako provitaminy. Z nich si organismus sám dovede vytvořit aktivní vitamín. **Potřeba vitaminů** je pro určité skupiny živočichů **specifická**. Fylogeneticky nejvýše postavené skupiny (včetně člověka) musí dostávat všechny vitaminy (v přiměřeném množství). Organismu totiž může škodit i nadměrný přísun některých vitaminů v potravě (hypervitaminóza u vitaminů rozpustných v tucích).

**Hmyz** potřebuje ze skupiny vitaminů B podobné vitaminy jako obratlovci. Nezbytné jsou thiamin (B<sub>1</sub>), riboflavin (B<sub>2</sub>), nikotinamid (PP-faktor), pyridoxin (B<sub>6</sub>) a kyselina pantothenová. Důležité jsou biotin (vit. H) a cholin. Často je potřebná i kyselina listová. Méně důležité jsou inositol a kyselina p-aminobenzoová. Vitamin C (kyselina askorbová) si dovede hmyz sám syntetizovat, je přítomen ve tkáních. Na rozdíl od obratlovců vůbec nepotřebuje vitamin B<sub>12</sub> a z vitaminů rozpustných v tucích není potřebný vitamin A ani D.

Požadavky hmyzu na vitaminy mohou být zjištěny jen tehdy, jestliže je hmyz chován bez přítomnosti mikroorganismů. Endosymbiotické kvasinky a bakterie totiž dodají vitaminy skupiny B.

U krev sajících druhů (štěnice *Cimex*, veš *Pediculus*, bodalka *Glossina*, kloši *Pupipara*) je zajištěn přísun vitamínu B ze zvláštních skupin buněk, tzv. **mycetomů**, obsahujících symbiotické mikroorganismy. Jiné druhy (ploštice *Rhodnius*, *Triatoma* atd.) mycetomy nemající, využívají jako zdroje vitamínu B ve střevě žijící Actinomyceta. Bez přítomnosti těchto symbiontů je růst hostitele zastaven.

**Savci.** Potřeby vitaminů pro savčí metabolismus vyplynou z přehledu zpracovaného pro člověka (tab. 5.3.).

Vitamin (denní příjem)	Význam	Karence
A (0,75mg)	součást zrakových pigmentů vývoj epitelů	šeroslepost poruchy epitelizace
B <sub>1</sub> (thiamin) (1,2mg)	intermediární metabolismus	beri-beri záněty nervů
B <sub>2</sub> (riboflavin) (1,8mg)	intermediární metabolismus	záněty ústní dutiny
Niacin (20mg)	intermediární metabolismus	pelagra
B <sub>6</sub> (pyridoxin) (2mg)	intermediární metabolismus	křeče zvýšená dráždivost
Pantotenová kyselina (5-10mg)	intermediární metabolismus	záněty kožní, střevní vypadávání vlasů nedostatečnost nadledvin
Biotin	intermediární metabolismus	záněty kožní, střevní
Listová kyselina (0,5mg)	intermediární metabolismus	poruchy krvetvorby
B <sub>12</sub> (2mg)	stimulace erytropoézy	anemie
C (75mg)	syntéza kolagenu antioxidans	kurděje
D (8-10μg)	resorpce vápníku a fosfátu	osteomalácie
E (10mg)	antioxidans	svalová dystrofie
K (0,5-1mg)	krevní srážlivost	krvácivé projevy

Tab. 5.3. Vitaminy potřebné pro člověka s jejich významem a projevy nedostatku (karence).

Člověk a ostatní primáti jsou však např. spolu s morčetem mezi obratlovci jistou výjimkou v esenciální potřebě vitamínu C. Většina ostatních živočichů jej syntetizuje. Vitamin C je dnes považován za velmi důležitý a přirozený antioxidant, tj. látku, která působí preventivně proti toxickým vlivům kyslíkových radikálů. Do téže skupiny protektivních látek patří i vitamin E a A (beta-karoten).

Klasifikace vitaminů je sestavena na základě jejich rozpustnosti ve vodě (např. vitaminy B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub>, B<sub>6</sub>, B<sub>12</sub>, PP,

kys. pantotenová, vitamin H, cholin, kys. p-aminobenzoová, kys. listová, vitamin P, vitamin C) či v tucích (vitaminy A, D, E, K, ubichinony).

#### 5.11.1.6. Využitelnost živin

**Z hlediska obsahu energie se mohou jednotlivé živiny zastupovat.** Jednotlivé živiny se však **nemohou zcela nahradit z hlediska přívodu** různých biologicky důležitých látek. Např. při absenci sacharidů nastávají poruchy v intermediárním metabolismu. Mastné kyseliny, jedna ze základních složek tuků, se oxidují neúplně s velkou produkcí ketonických látek (str. 120).

#### 5.11.2. Látková bilance

Tento ukazatel nás informuje o tom, jaké množství určité živiny je z potravy přijato do těla a jaké množství bylo přeměněno, nebo vyloučeno jako exkret. Studie tohoto typu jsou založeny na sledování změn v přeměně dusíku, neboť ten tvoří stálý podíl hmotnosti bílkovin (16 %). Vhodná potrava musí obsahovat alespoň takové množství bílkovin, kolik jich organizmus spotřebává (bílkovinné minimum), aby se organizmus nacházel v **dusíkové rovnováze**. Pozitivní dusíková bilance znamená, že přívod dusíku převažuje ve srovnání s výdejem a zvětšuje se obsah tělních bílkovin (období růstu). Naopak negativní dusíková bilance je za hladovění a při některých patologických stavech; za těchto situací se odbourává více bílkovin než se jich vytváří. Není rovněž lhostejné, v jakých časových intervalech je potrava přijímána.

## 6.

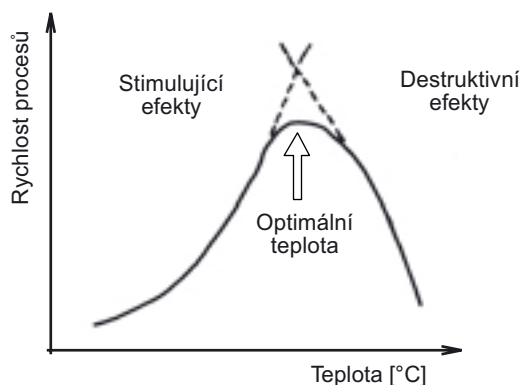
## Teplota, její vliv a udržování

*Teplota je spolu s dostupností vody, kyslíku a potravy jedním z nejvýznamnějších faktorů prostředí, na který se musí organizmy adaptovat. Teplota významně ovlivňuje všechny biochemické pochody. Jak se živočichové vyrovnávají se zemským klimatem kolísajících teplot se dozvíme v této kapitole.*

Rozmezí teplot v němž žijí různé organizmy na Zemi je velmi široké: od  $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$  po teploty nad  $100\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Pro možnosti úspěšné adaptace je také podstatné časové kolísání teplot: jinak budou přizpůsobeny organizmy v teplotně stálém prostředí, jinak v poušti, kde teploty kolísají mezi dnem a nocí o mnoho desítek stupňů.

### 6.1. Výměna tepla

Teplota je forma energie, kterou otevřený systém živého organismu od okolí přijímá a zpět ji odevzdává. Do celkového tepelného účtu, který musí být v zásadě vyrovnán, přispívá teplo unikající jako vedlejší produkt metabolických životních dějů. Organismus si vyměňuje teplo s okolím těmito cestami: **1) kondukcí** – vedením přímým kontaktem s pevným materiálem (nejčastěji podkladem). **2) konvekcí** – prouděním pohyblivých molekul tekutého prostředí (voda, vzduch). **3) radiací** – sáláním nebo vyzařováním elektromagnetické energie. Zmiňme zde ještě **evaporaci** – vypařování, které je jedním z nejvýznamnějších mechanismů, jimiž živočichové odvádějí tepelnou energii tak, že ji dají k dispozici vodě (v potu, slinách) ke skupenské změně.



Obr. 6.1. Vliv teploty na rychlost biologických procesů. S rostoucí teplotou se biochemické pochody zrychlují, od jisté teploty se však objevují destruktivní strukturální změny stavebních i enzymatických proteinů.

Teplota je měřítkem vibračního pohybu a tedy i kinetické energie molekul. S tím souvisí fakt, že i **rychlost biochemických reakcí se s rostoucí teplotou zvyšuje**. V živém organismu to ovšem neplatí bez omezení, protože enzymy, které biologické reakce katalyzují, **mají své teplotní optimum a jeho překročení vede ke změně terciární struktury, denaturaci a ztrátě aktivity** (obr. 6.1.).

S adaptacemi na určitou teplotu se setkáváme už na úrovni biochemické a molekulární – jsou dány zmíněnými teplotními optima enzymů, ale i vlastnostmi membrán. Dále pak nalézáme adaptační mechanismy na úrovni celých organismů, v jejich fyziologii, ale také chování. Optimální teplota se druhově velmi liší a nelze opomíjet fakt, že i možnosti individuální adaptace jsou poměrně široké.

### 6.2. Adaptace na kolísající teplotu prostředí

V průběhu fylogeneze lze sledovat vývoj živočichů od těch, jejichž teplota kolísá s teplotou okolí – **poikilothermové** – k těm, kteří mají schopnost tělesnou teplotu udržovat na konstantní hodnotě – **homoiothermové**.

Pro přesnost si dovolme terminologickou poznámku: o kategoriích **stenothermní** a **eurythermní**, vyjadřujících míru tolerance vůči vnějším teplotám, jsme již mluvili na str. 15.

Termíny poikilothermie a homoiothermie dělí živočichy podle kolísání tělesné teploty. Do důsledků vzato je toto dělení nezávislé na tom, zda si teplo umí generovat živočich sám – **endothermie**, či zda jen přebírá teplotu okolí – **ektothermie**. V přírodě se setkáme se všemi kombinacemi, i když u bezobratlých bude nejvíce zástupců z ektothermů a poikilothermů. V dalším textu přihlédneme k průměru a nebudeme rozlišovat mezi dvojicemi poikilo- a ektothermií a homoio- a endothermií.

**Poikilothermie** je jednodušší a vývojově starší. Výhody této evoluční strategie sázející na **akceptování** vnějších podmínek vyplývají z celkově **menších energetických nákladů**, v soulase s tím, co jsme si říkali v obecné kapitole o regulacích (str. 16). Omezení vyplývající z kontrastu s následující kategorií homoiothermů. Poikilothermní („thermoakceptační“) jsou všechny vývojově

nižší skupiny živočichů: bezobratlí a z obratlovců ryby, obojživelníci a plazi. Přechody do kategorie homoiotermů jsou ovšem opět plynulé.

**Homoiotermie** je vývojově pokročilejším stavem a příkladem udržení homeostázy aktivní regulací. Organismus již dovede **regulačními zásahy** do **intenzity metabolismu**, změnami **tepelné izolace** kůže nebo **chováním** udržet teplotu v poměrně úzkém rozmezí. Homoiotermní živočichové („termoregulátoři“) mají **větší možnosti** v obsazování nejchladnějších oblastí a mají navíc větší možnosti aktivity v noční – chladnější části dne. Homoiotermii však doprovází **mohutné energetické toky** nutné k udržení teploty a vyžadující dostatečný příjem energeticky bohaté potravy. Je zpravidla vázána na větší velikost těla, která je výhodnější z hlediska poměru povrch/objem (str. 45). Relativně dokonalá homoiotermie je vlastní až vyšším obratlovcům – **ptákům a savcům**.

Během evoluce vznikla též přechodná skupina organismů **heterotermních** (různotepelných). Tyto organizmy (někteří savci a ptáci) v nepříznivých teplotních a současně i výživových podmínkách snižují tělesnou aktivitu a teplotu těla na konstatních 3–5 °C (podle druhu) a při normalizaci teploty prostředí a dostatku potravy teplotu opět zvýší. Tento proces je charakteristický zejména pro **hibernanty** (zimní spáče).

### 6.2.1. Poikilothermní živočichové

Teplota jejich těl je úplně nebo alespoň do značné míry dána teplotou okolí. „Do značné míry“ používáme proto, že řada poikilothermů termoreguluje, i když nedokonale. Mezi velmi významné prostředky termoregulace poikilothermů patří **chování** – vyhledávání míst a pozic, ve kterých je tepelná výměna optimální.

#### 6.2.1.1. Adaptace na chlad

Poklesne-li jejich teplota těla vlivem nízké okolní teploty, upadají poikilothermní živočichové do **klidového stavu** (diapauza), pouze však tehdy, když teplota okolního prostředí klesá zvolna a pokles má trvalejší trend. Při kratším poklesu okolní teploty si poikilothermní organizmy zvyšují tělesnou teplotu zvýšením **pohybové aktivity**, využíváním energie ze **slunečního záření**, nebo **kolektivní termoregulací**.

Při dlouhodobém vystavení teplotám pod bodem mrazu je hlavním a smrtelným nebezpečím všech živočišných organismů tvorba ledových krystalků uvnitř buňky. Tvorba ledových krystalů v cytoplazmě vede k nevratné destrukci membránových intracelulárních struktur a smrti.

Živočišné buňky vyvinuly všeobecně dvě cesty umožňujícími přežít i teploty hluboko pod bodem mrazu. Mezi takovými organizmy rozlišujeme **1) zmrznutí tolerující** a **2) zmrznutí netolerující**.

**Ad 1)** Tato strategie umožňuje **ledu vzniknout v extracelulárních prostorách, ale nikoli intracelulárně**. Za

tím účelem jsou v **intersticiu** obsaženy **nukleační látky** (proteiny), kolem kterých se kontinuálně a „kontrolovaně“ tvoří krystalky ledu již při mrazech blízkých nule. Naproti tomu **intracelulárně** jsou syntetizovány tzv. **kryoprotektanty** – látky, které zvyšují osmotickou koncentraci, udržují jistou organizovanost molekul vody a nedovolí jim zmrznout (polyoly, cukry, proteiny), případně se zabudovávají do subcelulárních struktur namísto molekul vody. Buňky musejí být v každém případě velmi odolné vůči deformaci vnějším ledem a vůči zcela změněným osmotickým poměrům. Je to sice „levnější“ strategie, jako každá tolerující, ovšem vhodná pro trvalejší kruté zimní klima. Je využívána jen vzácně u obratlovců (několik druhů obojživelníků a plazů), ale běžná u hmyzu, plžů, mlžů, kroužkoviců a hlístů. Umožňuje přežití mrazů do -70 °C.

**Ad 2)** Živočiškové zmrznutí netolerující snižují bod tuhnutí a udržují extra- i intracelulární vodu v **trvale podchlazeném stavu** díky mohutné syntéze **kryoprotektivních** – zmrznutí bránících látek (viz výše). Tato strategie, ač náročná na syntézu kryoprotektiv, je obecně nejrozšířenější i mezi obratlovcy (ryby), zejména při kolísajících zimních podmínkách, kdy mráz nedosahuje trvale pod -20 °C.

#### 6.2.1.2. Adaptace proti přehřátí

Proti eventuálnímu přehřívání se poikilothermové brání tím, že se ukrývají ve stínu, zdržují se na chladnějším podkladu, odpařují vodu, nebo zrychlují respiraci.

Jasným letálním limitem určujícím **horní kritickou teplotu** je denaturace a koagulace proteinů – tedy inaktivace enzymů. To ovšem nevysvětluje případy smrti už při 6 °C některých polárních ryb. Za nejpravděpodobnější se pokládá ztráta rovnováhy mezi navazujícími enzymatickými pochody, mají-li různá teplotní optima. Jinou příčinou by mohla být změna membránových vlastností s dopadem na transportní procesy. Některé případy života při teplotách kolem 130 °C jsou zatím naprostou záhadou.

Na skupině hmyzu si můžeme demonstrovat adaptace na změny teplot, jaké se u této nejpokročilejší skupiny terestrických bezobratlých vyvinuly.

#### 6.2.1.3. Hmyz

Hmyz může při vyšších teplotách na krátkou dobu snížit teplotu těla zvýšenou transpirací vody. Například včely při nejvyšších letních teplotách mohou vyloučit ústy kapičku tekutiny, kterou drží na ústních výrůstcích a jejím odpařováním se ochlazují. Samozřejmě tato cesta snižování teploty je závislá na dostatečném množství vody v těle.

Při nižších teplotách mohou naopak udržovat teplotu těla vyšší než je teplota prostředí zvýšením metabolismu. Jsou i metabolické cesty tvoření tepla. V tomto ohledu mají čmeláci (*Bombus*) ještě výkonnější produkci metabolického tepla (tepelné ztráty při produkci ATP) než včely. Výsledkem je, že mohou létat a krmit se za mnohem nižších teplot.

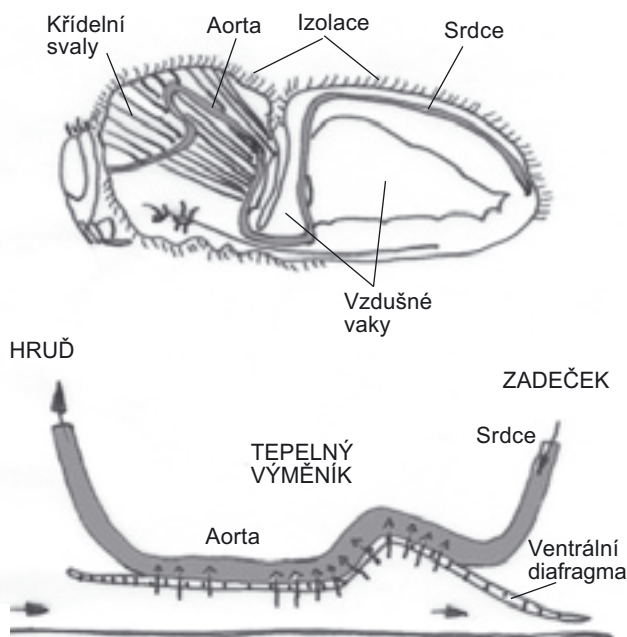


Zajímavé jsou etologické projevy sociálních Hymenoptera (včely) při udržování teploty v úle, jejíž optimum je 35 °C. Za chladu se včely shlukují dohromady a teplotu zvyšují svalovým třesem. Při vysokých teplotách zase některé dělnice stojí u ústí úlu a křídly vytvářejí proud vzduchu. Odpařováním vody hlavně z medu v úle teplota klesá (skupinová termoregulace).

Dosažení určité teploty těla je nutné pro intenzivní svalovou činnost, např. pro let. Velcí lišajové (Sphingidae) nemohou vzlétnout bez zahřátí svaloviny třesem a vibracemi křídel dokud teplota nevystoupí nad 30 °C. Třes vzniká současným zatínáním opozičních svalů. Také včely se zahřívají svalovou činností, ovšem bez viditelných vibrací. Jejich křídla jsou zvláštní zarážkou zaseknuta ve fixní poloze.

Současně s třesem se u lišajů srdeční hřbetní céva kontrahuje jen pomalu a slabě a proudění hemolymfy je tak omezeno v podstatě pouze na hrudní svalovinu, takže cenné teplo není odváděno do zadečku. Pak mohou vzlétnout a během letu už teplota dosahuje až nad 40 °C. Frekvence a intenzita stahů hřbetní cévy se zvyšují a teplo je odváděno i do zadečku, což má zase naopak význam jako prevence přehřátí.

Včely mají podobný způsob šetření teplem potřebným pro činnost létacích svalů. Jejich hřbetní céva je ve stopce oddělující hrud' od zadečku zatočena do 9 smyček. Má se za to, že jde o jednoduchý protiproudý mechanismus nebo **tepelný výměník**. Proud teplé hemolymfy směřující do zadečku předává teplo opačnému proudu tekoucímu hřbetní cévou do hrudi. Tak je udržována teplota hrudi na úkor teploty zadečku. Podobný výměník používají i čmeláci (obr. 6.2.).



Obr. 6.2. Tepelný výměník čmeláka. Teplá hemolymfa proudící pod ventrální diafragmou (septem, přepážkou) směrem do zadečku odevzdává protiproudou výměnou teplo studené hemolymfy tekoucí aortou do hrudi. Tak je za chladu teplo – nutné pro činnost létacích svalů – zadržováno v hrudi.

Šupiny a chlupy mūr a včel i jiná izolační zařízení pomáhají udržovat teplotu těla za letu. Mnoho druhů hmyzu využívá k zahřátí těla energie slunečního svitu.

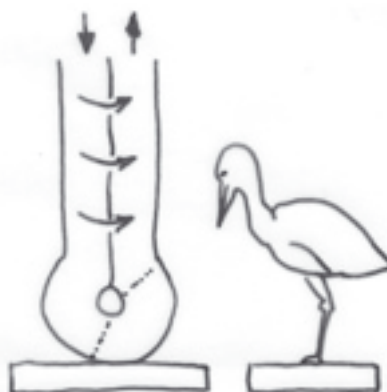
Setkáváme se s extrémními případy hmyzí odolnosti, kdy mohou přežít ve stavu tzv. **kryptobiózy** dlouhou dobu v mimořádných teplotách. Předpokladem je vždy schopnost **snížit obsah tělesné vody**. Např. u vajíček chvostokoků (*Colembolla*, rod *Sminthurus*), nebo u larv pakomára *Polypedilum*, který může přežít při obsahu vody v těle pod 8 % v suchém bahně i několik let. V tomto stavu snese teplotu od -190 °C (kapalný vzduch) až do 104 °C. Když se pak dostane do vlhka, začne přijímat vodu a obnoví se životní funkce.

Existují velké rozdíly v teplotách, jimž jsou různé druhy hmyzu přizpůsobeny. I u téhož jedince může dojít ke změně odolnosti vůči abnormálním teplotám v důsledku adaptací. Např. šváb adaptovaný na teplotu 36 °C upadá do stavu strnulosti (chladový šok) při snížení teploty na 9,5 °C. Byl-li však chován alespoň 24 h při teplotě 15 °C, dojde ke chladovému šoku až při 2 °C.

### 6.2.2. Homiotermní živočichové

Tito živočichové si udržují teplotu těla relativně konstantní pomocí dokonalých termoregulačních mechanismů. Tělesnou teplotu homiotermních živočichů může ovlivňovat: **1) pohlaví, 2) ontogenetické stadium, 3) denní doba, 4) výživa, 5) svalová činnost, 6) emoční stav, 7) teplota okolí, 8) funkční stav organismu.**

Kolísající hodnoty jsou zejména v povrchových tkáňích organismu – v **tělní slupce**. Vnitřní část organismu, **tělní jádro**, si udržuje teplotu stálou. Za nižších okolních teplot prostředí se oblast tělního jádra zmenšuje. Teplota tělní slupky je obvykle nižší než teplota jádra a tvoří jakýsi teplotní nárazník organismu. U čápa stojícího v ledové vodě (obr. 6.3.), zajišťuje protiproudá tepelná výměna (viz také str. 107) mezi přívodnou a odvodnou cévou v noze udržení tepla v tělním jádře a minimalizování tepelných ztrát z periferie – podobně jako u hrudi čmeláka.



Obr. 6.3. Tepelný výměník v periferních cévách. Ačkoli noha čápa stojícího v ledové vodě, musí být prokrvena, tepelné ztráty jsou omezeny na minimum. Přívodná tepna totiž odvodné žíle protiproudou výměnou odevzdává teplo. Teplota tělního jádra zůstává stejná, zatímco teplota periferní tkáně (a tím i ztáty) se snižuje.

Nachází-li se homoiotermní živočich v dostatečně vysoké okolní teplotě, je možné, aby se u něj ustálila rovnováha mezi výdejem a tvorbou tepla bez účasti termoregulačních mechanismů. Říkáme, že se nachází v tzv. **zóně termoneutrality**. Změní-li se teplota okolí, musí organizmus, aby udržel stálou tělesnou teplotu, zapojit do činnosti termoregulační mechanismy. Dělíme je na **fyzikální, chemické a centrální**.

### 6.2.2.1. Fyzikální termoregulace

S teplem, které organizmus získá, hospodář v těle fyzikální mechanismy. Můžeme je rozdělit na: **1) Mechanizmy bránící tepelným ztrátám**. Patří sem např. izolace těla srstí, kůží, peřím, vrstvou podkožního tuku, také smrštění svalů jdoucím k jednotlivým chlupům (musculi arrectores pilorum) se zjeví srst a zvýší se tak kvalita pokrývku. Dále se **konstrikcí periferních cév** v povrchových oblastech těla (str. 82) zabraňuje přísunu tepla k tělnímu povrchu. Vazomotorické reakce jsou více vyvinuty u organizmů s méně vyvinutou izolační složkou termoregulace (např. člověk). Do těchto mechanismů patří i **změny v chování**: choulení, stáčení do klubička, shlukování, vytváření dokonalejších doupat a pod.

**2) Mechanizmy umožňující tepelné ztráty**. Výdej tepla do prostředí je u homoiotermů uskutečňován především **vyzařováním** (radiací) – asi 60 % veškerého tepla. Další výdej se děje **vedením** (kondukcí) – asi 5 %. Při **proudění** (konvekci) se odevzdává asi 15 %. K nejvýznamnějším mechanismům ochlazování patří **pocení**. Je nejvíce vyvinuto u člověka a některých kopytníků. Někteří živočichové potní žlázy vůbec nemají (ptakořitní, chudozubí, chobotnatci a mnozí hlodavci), u jiných (šelmy) jsou soustředěny pouze na určitá místa. Člověk může vyloučit až 10 litrů potu denně. Pot je čirá tekutina, slabě kyselé, nebo neutrální reakce. Z organických látek v něm převažuje močovina, kys. močová a z anorganických NaCl. Určité množství vody se odpařuje neustále. Představuje asi 600 ml za den, což je kontinuální ztráta 1.200 kJ za den. Toto odpařování neprobíhá za účelem teplotní regulace, ale souvisí s kontinuální difuzí vody přes kůži a povrch dýchacích cest nezávisle na tělesné teplotě.

Ze vztahů mezi povrchem těla a objemem vyplývá, že největší tepelné ztráty na jednotku hmotnosti mají živočichové s relativně velkým povrchem, tedy malí. Celková mohutná velikost těla a naopak malé tělní výrůstky (uši, nos) jsou typickou adaptací na chlad. Naopak obrovské uši některých savců sloužící k ochlazování jsou adaptací na horké klima.

### 6.2.2.2. Chemická termoregulace

Při snížení okolní teploty dochází u homoiotermního organismu ke zvýšené produkci tepla. S klesající okolní teplotou hodnoty klidového metabolismu stoupají, až metabolické možnosti živočicha nestačí pokrýt tepelné ztráty – **vrcholový metabolismus**. Poměr mezi vrcholovým metabolismem a bazálními metabolickými hod-

notami bývá označován jako **metabolický kvocient**. Při chemické termoregulaci dochází k zahřívání organismů vlivem neustále probíhajících metabolických dějů (proto tuto termoregulaci označujeme také jako metabolickou). Nejvýraznější zvýšení úrovně metabolismu nastává v důsledku svalové aktivity. První svalovou změnou reagující na chlad je postupné a obecné **zvýšení svalového tonu**. To vede brzy ke **svalovému třesu**, charakteristické svalové odpovědi na chlad.

**Třesová termogeneze** není plynulý děj, ale probíhá v rytmických výbuších (bursts). Jejich frekvence je 10–35 Hz a jsou částečně druhově příznačné (živočichové s nižší hmotností mají vyšší frekvenci výbuchů). Při svalovém třesu jde o rytmické nevolní oscilace příčně pruhovaných svalů. Dochází k němu prakticky ve všech tělesných svalech. Účelem třesu je uvolnit co největší množství energie ze svalového glykogenu, nutné pro termoregulaci. Tepelná energie vznikající při svalovém třesu má u většiny živočichů primární termoregulační význam.

**Netřesová termogeneze** (NST) je definována jako mechanismus produkce tepla, který u živočichů vystavených chladu uvolňuje tepelnou energii jiným způsobem, než svalovými stahy. Je vyvolána působením některých hormonů (především **noradrenalinu**). NST doplňuje termogenní možnosti svalového třesu. U některých druhů (např. potkana) působí především v teplotách okolí bezprostředně pod termoneutralní zónou (obr. 5.10.). U jiných (např. u křečka zlatého) se zapojuje svalový třes i NST současně. NST se vyskytuje jen u některých druhů živočichů, a to především v časném postnatálním stadiu vývoje. U dospělých savců může být NST znovu indukována několikátýdenním pobytem v chladu. Velikost NST je nepřímo úměrná stoupající hmotnosti živočichů. U nejmenších druhů může být bazální metabolismus zvýšen až pětkrát.

Zdrojem značného množství tepla nevznikajícího třesem je kromě kosterní svaloviny nebo jater **hnědá tuková tkáň**. Jde o zvláštní typ tukové tkáně, která se vyskytuje u **novorozenců, hibernujících a chladově aklimovaných** jedinců. Hnědý tuk má žlázovitý, lalůčkovitý charakter na rozdíl od bílého tuku, který má difuzní uspořádání. Od bílého tuku se dále liší tmavou barvou a jeho cévní a nervové zásobení je bohatší. V buňkách hnědé tukové tkáně nacházíme **značné množství velkých mitochondrií**. Ty a bohatá vaskularizace jsou příčinou tmavého zbarvení hnědé tukové tkáně. Tato tkáň je bohatě vybavena enzymatickým aparátem nutným pro oxidaci a přenos elektronů. Také spotřeba kyslíku je v hnědém tuku vysoká. V mitochondriích hnědé tukové tkáně se **tepelná energie uvolňuje přímo bez vazby na ATP**.

### 6.2.2.3. Centrální termoregulace

U homoiotermních organismů ji zajišťují speciální jádra v hypotalamu a mozkové kůře. Zvláštní význam mají zejména termoregulační oblasti v **hypotalamu**, které získávají informace z receptorů o teplotě těla a v případě

potřeby zapínají, nebo vypínají tvorbu nebo výdej tepla a optimalizují tepelnou bilanci v tělním jádře a tepelný gradient tělní slupky homoiotermních organismů. Samotný hypotalamus představuje velmi přesné centrální termorecepční centrum

#### 6.2.2.4. Vývoj termoregulace v ontogenezi u homoiotermů

Homoiotermové se rodí na různém stupni vývoje mechanismů termoregulace. Podle kvality termoregulačních mechanismů v okamžiku porodu je dělíme na:

**1)** Zralé formy (např. kuře, morče). **2)** Formy mající vyvinutou termoregulaci ale rozdílnou od dospělých jedinců (např. pes, člověk). **3)** Nezralé formy (např. myš, potkan, křeček, holub).

U člověka je dokončena termoregulace v prvním roce věku, u hlodavců do tří týdnů po porodu. Stejně jako rozvoj smyslových či pohybových orgánů záleží i rozvoj termoregulace na tom, zda mládě musí ihned po narození být schopno samostatné existence. Proto se liší mláďata narozená v pelíšcích na povrchu od těch, která se rodí v hlubokých norách pod povrchem.

#### 6.2.3. Heterotermní organizmy

Představují přechodnou formu mezi poikilo- a homoio-termními organizmy. Schopnost některých homoio-termů snižovat svou tělesnou teplotu v nepříznivých životních podmínkách je známa již po staletí. Tuto vlastnost – schopnost hibernace – považujeme za vysoký stupeň adaptability na měnící se teplotní a výživové podmínky prostředí. **Hibernace** (zimní spánek) představuje takový typ řízení tělesné teploty, který zajišťuje, aby byla zachována tepelná homeostáza jak v bdělém, tak i v hypotermním stavu. Nelze tedy hibernaci ztotožňovat se sezónním podchlazením poikilotermů, nebo s hypotermií vyvolanou umělými zásahy. Hibernující živočichové se liší od **normotermů** (nehibernujících) v tom, že mohou přežívat tělesné teploty v rozsahu od 3 °C do 37 °C.

U normotermů podchlazení těla pod 28 °C (u člověka), nebo pod 20 °C (laboratorní potkan) končí smrtelně. Mezi hibernanty patří různé skupiny vyšších obratlovců bez ohledu na stupeň jejich fylogenetického vývoje. Nejvíce zástupců nacházíme mezi hlodavci a letouny. Z hmyzožravců hibernuje ježek a tanrek, ze šelem jezevec a s nepravou hibernací se setkáváme u medvěda. Hibernují rovněž někteří ptáci (např. kolibříci a lelkové).

Pro většinu hibernantů je důležité přípravné období pro nástup zimního spánku. V této době si organismus hromadí zejména zásobní látky a buduje specifickou hnědou tukovou tkáň. Vstup do hibernace představuje pokles aktivity fyziologických dějů, regulovaných specifickým mechanismem. Za rozhodující regulátor je považován zvláštní **spouštěcí hibernační faktor**, HIT (hibernation induction trigger). Jde o specifický peptid tvořící se v mozku a uvolňovaný do oběhu. Vpraví-li se tato látka aktivním a pohyblivým živočichům (křečkům, netopýřům), upadají do hlubokého spánku, který připomíná spánek zimní.

**Hibernace se vyznačuje poklesem srdeční frekvence, zpomalením dýchání, útlumem metabolických dějů** (až na 1 %). Většina endokrinních žláz snižuje svou aktivitu, dochází k útlumu ústřední nervové soustavy, periferní nervy si však zachovávají schopnost vést vzruchy. Tělesná teplota hibernantů je velmi nízká, ale konstantní (kolem 10 °C).

Podobně jako usínání, je i probouzení ze zimního spánku komplikovaným a regulovaným fyziologickým dějem. Charakteristická je snaha produkovat co největší množství tepla v co nejkratší době. Zdrojem produkce tepla při probouzení je svalový třes a netřesová termogeneze. Probouzení probíhá však podstatně rychleji než usínání. Probouzení se uskutečňuje spontánně. Uplatňuje se především působení vlastních regulátorů (hromadění intermediárních metabolitů, zejména ketonových sloučenin, nárůst koncentrace extracelulárních iontů draslíku apod.). Vliv však mohou mít i vnější podněty (např. výrazný vzestup teploty vnějšího prostředí).

## 7.

## Problém velikosti a proporcí těla

*V živočišné říši se setkáváme s nepřehlednou nabídkou rozmanitých tělesných velikostí a proporcí. Všimněme si, že velikost těla je významnou vlastností určující a limitující celkovou životní strategii druhu, včetně jeho fyziologických adaptací.*

Živé organizmy se co do tělesné velikosti vyskytují v širokém rozsahu 21 řádů hmotnosti od  $10^{-13}$  g do  $10^8$  g. Už tento fakt, že živočich má určitou **velikost, má důsledky pro strukturu a funkci jeho těla**. Většina strukturních a fyziologických proměnných se mění v závislosti na velikosti těla předpověditelným způsobem.

Zjistíme, že s měnící se velikostí těla se zpravidla podstatně mění tělesné **proporce**. Například svaly jsou u velkých savců mnohem více patrné, než u malých. Vysvětlení lze hledat v potřebě udržet ohromnou zátěž velkého těla během lokomoce. **Pro velkého živočicha tedy platí jiné vztahy fyzikálních veličin než pro malého**. Stavební plán těla velkého živočicha nemůže být jen prostou zvětšeninou malého – pouhým násobkem jeho proporcí.

Se zvětšujícím se tělem začínají platit nové principy, které byly u malého těla zanedbatelné. Proto si nelze představit např. ploštěnku velikosti prasete, jak dál nerušeně žije jen s těmi orgány co měla k dispozici – ale jen proporčně zvětšenými. Nemohla by přežít – udusila by se, neunesla by se, otrávil by se vlastními odpadními produkty atd. Difuzní vzdálenosti pro kyslík a odpadní produkty by byly tak velké, že bez existence výkonného transportního systému už by buňky zůstaly bez zásobování.

Rovněž z hlediska tělní mechaniky si nelze představit myš velikosti slona. V rozporu s vědeckofantastickými filmy zvíře s tělní konstrukcí ptáka nebo hmyzu nemůže mít rozměry nad určitou limitní hodnotu. Dva geometricky podobné trojúhelníky jsou zvány **isometrické**. V biologickém světě jsou však častější vztahy **allometrické** (allos – různý), kdy mezi velikostí objektu a jeho dalšími vlastnostmi platí nelineární vztahy.

Někdy je podstatný vztah více veličin rostoucích nelineárně s velikostí. Typickým příkladem je povrch a objem těla. Víme, že **povrch** (např. na modelu koule) **roste s druhou mocninou poloměru, zatímco objem roste se třetí mocninou**. Z toho vyplývají důležité skutečnosti, které pro celé skupiny živočichů determinují jejich tělesnou stavbu a fyziologické funkce. **Malí živočichové mají relativně velký povrch, zatímco velcí naopak**. Povrch je nesmírně důležitým parametrem určujícím míru výměny látek (např. dýchacích plynů) a energií (např.

tepla) mezi organizmem a okolím. Znovu tedy vidíme, že velký živočich stojí před jiným ekologicko-fyziologickým zadáním než živočich malý a musí mít i odlišné mechanismy, jimiž se s podmínkami vyrovná.

Podobná allometrie platí pro **svalovou výkonnost**. Hmotnost svalu je dána jeho objemem, zatímco sílu určuje průřez svalu. Malé svaly mají tedy na jednotku své hmotnosti mnohem větší výkonnost, než svaly velkých zvířat. To představuje jeden ze základních limitů pro určité tělní konstrukce, typy pohybu nebo prostředí.

Mnohé další veličiny rostou nelineárně s velikostí těla. Např. již zmiňovaný metabolismus zvířat, který je z pohledu biologické allometrie asi nejlépe popsanou veličinou, roste **mocninnou funkcí** s hmotností (obr. 5.8.a). Od velikosti metabolismu se pak odvozuje dýchání, příjem potravy, růst, vylučování a řada dalších funkcí, které tedy také zprostředkovaně souvisí s tělesnou velikostí.

V učebnicích se často setkáme s grafy s logaritmičnými osami. Výhoda log/log os je jednak v tom, že obsáhnou obrovskou škálu hodnot, které se v biologických veličinách vyskytují, jednak graficky linearizují nelineární vztahy a usnadňují matematickou analýzu (obr. 5.9.). U homoiotermů tak dostáváme na osách metabolismu s logaritmičnou škálou přímkou od myši po slona.

Naopak platí, že vzhledem k jednotce hmotnosti – a tedy přibližně vzhledem k jedné buňce těla – mají **velcí živočichové metabolismus menší než malí**. Jedním vysvětlením platným pro homoiotermny může být potřeba krýt ztráty tepla povrchem. Míra metabolismu má dalekosáhlé dopady: malí živočichové mají obecně vyšší dechovou a tepovou frekvenci, dožívají se nižšího věku.

Velikost těla můžeme zkoumat ve vztahu k rozličným dalším veličinám a zjišťujeme další závislosti. Např. platí, že energetická náročnost pohybu na jednotku vzdálenosti (kJ/kg/km) je vyšší pro malá zvířata než pro velká. Podobný vztah platí i pro rychlost pohybu atd.

Můžeme tedy ze známých příkladů vztahů mezi velikostí těla a fyziologických vlastností extrapolovat odhady funkcí u dosud neprobádaných živočichů. Před tímto úkolem stojí paleontologové, odhadující jakým způsobem mohl žít dávný ještěr, jehož hmotnost je možné z kosterních pozůstatků odhadnout. Jakou rychlostí se asi mohl pohybovat, jaký typ potravy uspokojil jeho energetické potřeby, jaké teploty mohl snášet atd.



Na příkladech odvozených od problematiky tělesné velikosti se zde setkáváme s užitečným fyziologickým přístupem – s **modelováním**. Na základě známých vztahů fyziologických veličin lze získat jejich formalizovaný popis vyjádřený matematickým vztahem – matematický model. Má-li biolog k dispozici skutečnosti dobře odpovídající model, může si dovolit usuzovat na vztahy, které nemusí získávat přímým pozorováním a drahým experimentem, ale pouhým dosažením jiných proměnných. Výzkum fyziologických vztahů obecně zpravidla dozrává do této finální podoby formalizovaného modelového popisu.

Je ovšem potřeba mít na paměti, že tyto vztahy jsou popisné a že s predikcí je potřeba zacházet opatrně – objevují se totiž výjimky. Pak je ovšem možné ptát se, co je jejich příčinou. Např.: proč mají vačnatci celkově nižší metabolismus než savci stejné velikosti?

Na závěr této malé kapitoly zmiňme možnou otázku: existuje tedy nějaká ideální tělesná velikost v živočišné

říši? Celkově vzato, v přírodě není pravděpodobně upřednostněna ta nebo ona varianta stavebního plánu. Můžeme si ovšem všimnout určitých konstant. Platí totiž, že pro určité prostředí je malá nebo naopak velká velikost výhodnější – např. zavalitější stavba těla s kratšími končetinami jako chladová adaptace (viz str. 43). Dále se zdá pravděpodobné, že v jakýchkoli extrémních podmínkách snáze přežívají spíše velcí nebo spíše malí ale nikoli středně velcí živočichové.

Fylogeneticky existují **typy tělní stavby vázané na určitou velikost těla**: **1)** hmyz je v zásadě malý, zatímco obratlovci velcí. **2)** živočichové s otevřenou cévní soustavou jsou v zásadě větší než ti se žádnou cirkulací, ale nositelé uzavřené cévní soustavy jsou ještě větší. **3)** při daných tělesných proporcích může být živočich větší, žije-li ve vodě než je-li vázán na souš. **4)** živočichové s hydrostatickým skeletem nebo exoskeletem jsou relativně malí, zatímco živočichové s endoskeletem jsou v zásadě velcí.