

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Daniel Heliodor Mezník**

Allometrické škálování buněčných morfologií v evoluci a ekologii jednobuněčných řas

Allometric scaling of cellular morphologies in evolution and ecology of unicellular algae

Bakalářská práce

Vedoucí bakalářské práce: prof. RNDr. Jiří Neustupa, Ph.D.

Praha, 2020

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce, ani její podstatná část, nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze                      2020

Daniel Heliodor Mezník

Podpis

## **Poděkování**

Rád bych poděkoval svým přátelům za nekončící podporu při zodpovídání mých stále se opakujících dotazů. Zároveň děkuji i svému školiteli Jiřímu Neustupovi za trpělivost skrze můj zdlouhavý proces psaní, ochotu, bezprostřední dostupnost a kvalitní rady.

## **Abstrakt**

Allometrie je typ vztahu mezi dvěma měnícími se vlastnostmi těla organismu. Jedním z nejčastěji zkoumaných typů je allometrie morfologická, která se zabývá změnou tvaru v závislosti na velikosti organismu. Poměr povrchu ku objemu je velmi důležitým znakem, který má vliv na mnohé aspekty života buňky a existují způsoby, kterými je možno jej měnit. Jednobuněčné řasy jsou velmi široká skupina s mnohými specifiky a širokosáhlým dopadem na globální ekosystém. Tato práce si dává za cíl představit allometrii, její typy a využití, s důrazem na morfologickou allometrii a změny v poměru povrchu a objemu, konkrétně na modelu jednobuněčných řas.

## **Klíčová slova**

allometrie, poměr povrchu a objemu, řasy, škálování, morfologie

## **Abstract**

Allometry is a type of relationship between two changing traits of an organism's body. One of the most studied types is morphological allometry, which deals with the change of shape in relation to the size of an organism. The surface area to volume ratio is an immensely important feature that impacts many aspects of a cell's life, and there are ways of changing it. Unicellular algae are a diverse group with many specifics and a wide-ranging impact on the global ecosystem. The goal of this thesis is to introduce allometry and its types and applications with an emphasis on morphologic allometry and changes to the surface area to volume ratio, using specifically unicellular algae as model organisms.

## **Key words**

allometry, surface area to volume ratio, algae, scaling, morphology

## Obsah

1. Úvod.....	1
2. Typy allometrie .....	1
2.1. Klasifikace dle hodnoty škálovacího exponentu .....	1
2.2. Klasifikace dle zkoumaných vlastností organismu .....	3
2.2.1. Morfologická allometrie.....	4
2.2.2. Míra metabolismu ( <i>metabolic rate</i> ) a fotosyntézy .....	4
2.2.3. Rychlost růstu (growth rate).....	5
2.3. Klasifikace dle porovnávaných organismů.....	5
3. Obecné modely evolučních strategií morfologické allometrie buněk .....	6
3.1. Komplikovanost povrchů (fraktalita) .....	7
3.2. Geometrická nepodobnost.....	7
3.3. Internalizace povrchu .....	8
4. Morfologická allometrie volně žijících buněk.....	10
4.1. Koloniální morfologie .....	14
4.2. <i>Form resistance</i> (odpor tvaru).....	15
4.3. Žrací tlak.....	16
5. Závěr.....	17
Seznam literatury.....	18

## 1. Úvod

Allometrií se rozumí studium vztahu velikosti těla organismu a dalších jeho vlastností – například tvaru či rychlosti metabolismu. Původ konceptu allometrie lze datovat na počátek dvacátého století, konkrétně k publikaci D'Arcy Wentworth Thompsona “*On growth and form*“ (Thompson, 1917). Změny poměru velikostí jednotlivých orgánů během ontogenetického vývoje organismů byly pozorovány a popsány mnohokrát, Thompson však ve svém díle kromě jiného detailně shrnuje aktuální poznatky o růstu, jeho rychlosti a vlivu na finální tvar organismu (Thompson, 1917). Na Thompsona navazuje Huxley, který do biologie zavedl samotný pojem allometrie (Huxley a Teissier, 1936) a zároveň matematicky popsal tento jev do takzvané *power law* rovnice (Huxley, 1932).

*Power law* rovnicí popisuje Huxley proces, při kterém určitý živočišný orgán zvětšuje svůj objem jinou relativní rychlostí než zbytek těla.

$$y = kx^a$$

nebo vyjádřeno logaritmicky

$$\log y = a \log x + \log k$$

přičemž  $y$  je velikost tzv. diferenciálně rostoucího orgánu,  $x$  je velikost živočišného organismu,  $k$  je konstanta popisující poměr orgánu ku celému tělu, pokud  $x = 1$ . Zatímco poměr relativních rychlostí růstu těla a orgánu zůstává stejný, poměr jejich velikostí je v průběhu růstu škálován exponentem  $a$  (Huxley, 1932).

Mikrořasy jsou jednobuněčné eukaryotické organismy schopné fotosyntézy. Jedná se o polyfyletickou skupinu zahrnující organismy s mnoha různými morfologiemi a způsoby života. Tvoří nepostradatelnou část potravních sítí, jsou odpovědné za podstatnou část primární produkce planety a mnohé z nich jsou zkoumány pro své unikátní metabolity, které lze využít v mnoha odvětvích průmyslu a technologií (Khan, Shin a Kim, 2018). Tato práce se zabývá běžnými allometrickými vztahy pozorovanými u jednobuněčných řas, s důrazem na morfologické změny, a jejich implikacemi pro ekologii jedinců.

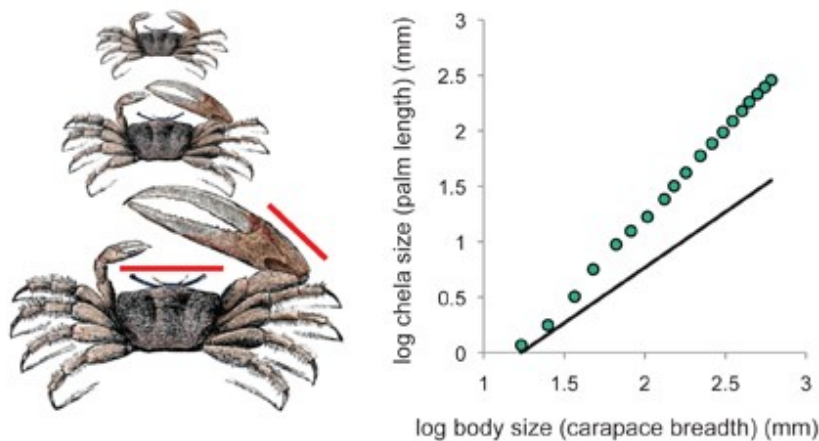
## 2. Typy allometrie

### 2.1. Klasifikace dle hodnoty škálovacího exponentu

Huxley nastínil tři možnosti, jak se může poměr dvou hodnot během růstu chovat – izometrii a pozitivní a negativní allometrii (Huxley a Teissier, 1936). Izometrie je stav, kdy orgán zůstává

ve stejném poměru k tělu v rámci celého života organismu, jako tomu je například u ocasní ploutve ryby *Danio rerio* oproti délce těla (Iovine a Johnson, 2000).

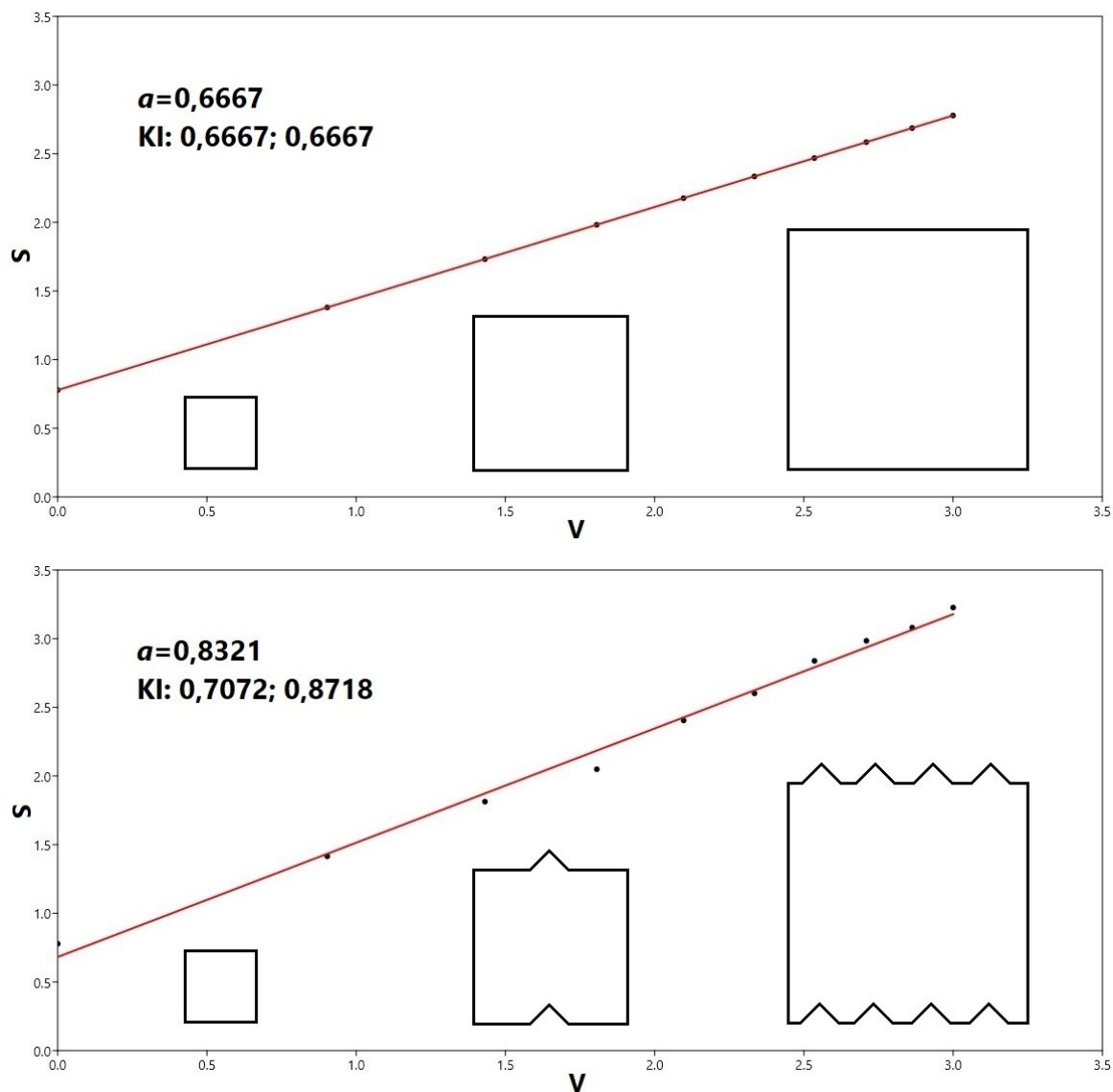
Negativní allometrie (také hypoallometrie) popisuje případy, kdy je exponent  $a$  nižší než při izometrickém růstu, tedy orgán roste pomaleji než zbytek těla, jako příklad lze použít poměr délky hlavy ku výšce člověka během jeho vývoje (Thompson, 1917).



Obrázek 1: Růst kraba *Uca pugnax* a jeho pozitivně allometricky škálovaného klepeta (Shingleton, 2010). Graf zobrazuje logaritmicke transformovaný vztah délky klepeta a šířky krunýře.

U pozitivní allometrie (hyperallometrie) roste orgán rychleji, exponent  $a$  je tedy větší než u izometrie, tento jev lze pozorovat na příklad u růstu klepet kraba houslisty oproti délce jeho těla (Obrázek 1) (Huxley, 1924).

Ve výše uvedených případech byl vždy zkoumán poměr dvou délek, tedy rozměrů ve stejné dimenzi, u kterých by při izometrickém růstu nabýval exponent  $a$  hodnoty 1. Dle veličin, se kterými pracujeme, může však nabývat i jiných hodnot – u poměru povrchu ku objemu  $\frac{2}{3}$  (Obrázek 2) a poměru délky a objemu  $\frac{1}{3}$ , v závislosti na dimenzi, ve které se zkoumané rozměry pohybují. Je tedy nutné dopředu předpovědět izometrickou hodnotu exponentu specifickou pro zkoumané veličiny a s ní reálnou hodnotu porovnávat, neboť například  $a = 0,5$  může v různých kontextech popisovat jak pozitivní, tak negativní allometrii.



Obrázek 2: Model izometrického a pozitivně allometrického růstu trojrozměrného objektu. Krychle v prvním grafu se jednoduše zvětšuje beze změny poměrů svých rozměrů, na krychli v druhém grafu s růstem přibývají výrůstky, které nemění její objem, ale zvětšují její povrch. V grafu je vynesena logaritmičsky transformovaná závislost povrchu na objemu, ilustrace zobrazují řez danými krychlemi.  $a$ : směrnice úsečky (škálovací exponent), KI: konfidenční interval.

## 2.2. Klasifikace dle zkoumaných vlastností organismu

Tato práce se primárně zabývá morfologickou allometrií, tedy především změnami tvaru organismu. Princip allometrie lze však aplikovat na prakticky jakoukoliv vlastnost organismu, kupříkladu poměr objemu kapilár ku jejich počtu (Razavi, Shirani a Kassab, 2018) nebo závislost metabolismu léčiv na tělesné hmotnosti (Hu a Hayton, 2001). Tato kapitola pojednává o některých z nejčastějších typů allometrie, které se v literatuře v souvislosti s jednobuněčnými organismy vyskytují.

### 2.2.1. Morfologická allometrie

Allometrie byla poprvé popsána právě v morfologických kontextech. V nejširším smyslu se jedná o změnu proporcí korelovanou se změnou velikosti celého organismu. Jedním z nejčastěji zkoumaných morfologických vztahů je poměr povrchu organismu ku jeho objemu, tedy poměr S/V. Povrch těla často limituje velikost organismu, neboť zajišťuje veškerou komunikaci těla s okolím. U izometrického růstu roste povrch pomaleji než objem, a větším tělům by tedy jejich povrch nestačil k pokrytí jejich respiračních, nutričních či lokomočních potřeb (Gould, 1966). Allometrický vztah povrchu a objemu dosahuje mnohem vyššího škálovacího exponentu než  $\frac{2}{3}$  a umožňuje tak existenci větších organismů skrze mechanismy jako je alveolarizace plic, tvorba klků střev či větvení vzdušnic. Mechanismy zvětšování povrchu buněk jsou podrobněji popsány v kapitole „Obecné modely evolučních strategií morfologické allometrie buněk“.

Allometrické chování můžeme pozorovat na mnoha strukturách jednobuněčných i mnohobuněčných organismů, mimo jiné například velikosti kostí mnoha skupin živočišných organismů (Alexander *et al.*, 1979) nebo výšce těla cévnatých rostlin (Niklas, 1994c). Tématem této práce jsou však především řasy, jejichž morfologická allometrie je podrobněji probírána v dalších kapitolách.

### 2.2.2. Míra metabolismu (*metabolic rate*) a fotosyntézy

Metabolickou mírou (také nazývanou rychlostí metabolismu) je myšlena míra transformace energie v organismu (DeLong *et al.*, 2010). Dlouhodobě uznávaným pravidlem škálování metabolismu živočišných organismů je tzv. Kleiberův zákon, který uvádí, že metabolismus organismu se vůči hmotnosti škáluje s exponentem  $\frac{3}{4}$  (Kleiber, 1932).

Exponent  $\frac{3}{4}$  je běžně přijímán jako univerzální, ovšem Kleiberova původní hypotéza předpokládala hodnotu bližší  $\frac{2}{3}$  kvůli domnělé souvislosti s povrchem těla (Kleiber, 1932). Moderní data však ukazují, že pro menší ptáky a savce se pro poměr míry metabolismu ku hmotnosti hodnota exponentu  $\frac{2}{3}$  opravdu blíží (Dodds, Rothman a Weitz, 2001), DeLong následně zkoumal metabolické škálování napříč velkými evolučními změnami, jmenovitě porovnával škálovací exponenty vyskytující se u heterotrofických prokaryot, protistních organismů a mikroskopických mnohobuněčných živočichů. Ve výsledcích této studie se škálovací exponent pro mnohobuněčné živočišné organismy blíží hodnotě  $\frac{3}{4}$ , ovšem u jednobuněčných eukaryot se pohybuje kolem hodnoty 1 a u prokaryotních organismů dosahuje hodnot až 1,9 (DeLong *et al.*, 2010). Hypotézy o těchto masivních rozdílech zahrnují růst počtu genů u zvětšujících se buněk prokaryot, limitaci aktivním povrchem buňky, nárůst počtu



mitochondrií u větších protist či problém distribuce živin u mnohobuněčných těl (West, Brown a Enquist, 1997).

Fotosyntéza suchozemských rostlin a makroskopických, mnohobuněčných řas obdobně jako metabolismus živočišných organismů dosahuje škálovacího exponentu okolo  $\frac{3}{4}$  (Kerkhoff *et al.*, 2005). Zatímco míra respirace jednobuněčných řas dosahuje ve vztahu k objemu hodnot vyšších než 1 (Lewis Jr., 1989), jejich míra fotosyntézy je škálována sublineárně (tedy  $a < 1$ ). Tento fakt bývá vysvětlován tzv. *package effectem* (efektem balíčků), který tvrdí, že určitý objem pigmentu suspendovaný v roztoku zachycuje světlo efektivněji než stejný objem pigmentu centralizovaný v organelách, popř. v buňkách organismu. Průměrná absorpce poté klesá s velikostí buňky (Niklas, 1994a).

### 2.2.3. Rychlost růstu (growth rate)

Pokud je míra metabolismu škálována jako

$$\text{míra metabolismu} = k * (\text{velikost těla})^a,$$

potom se tato míra vztahovaná k velikosti těla škáluje jako

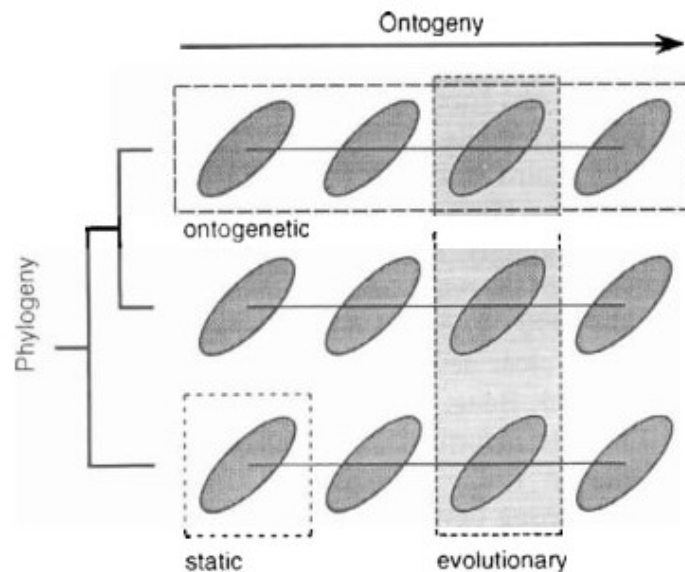
$$\text{míra/velikost těla} = k * (\text{velikost těla})^{a-1}.$$

Tuto rovnici lze následně aplikovat například na rychlost růstu, která úzce souvisí s rychlostí metabolismu – příbytek biomasy je poháněn metabolismem. Pokud tedy předpokládáme škálovací exponent míry metabolismu  $\frac{3}{4}$ , dle výše zmíněného vzorce by rychlost růstu stejného organismu měla být škálována exponentem  $-\frac{1}{4}$  (Nielsen a Sand-Jensen, 1990). Rychlosti růstu i míry metabolismu vztažené k velikosti těla se však mezi organismy mohou výrazně lišit, a to i v případě druhů obývajících podobné niky na stejných lokalitách (Tan *et al.*, 2019).

## 2.3. Klasifikace dle porovnávaných organismů

Allometrické trendy lze studovat na několika úrovních (Obrázek 3). Ontogenetická allometrie porovnává organismus v různých stádiích jeho růstu či životního cyklu, oproti tomu statická allometrie mezi sebou porovnává různě velké jedince v rámci jednoho vývojového stádia. Huxley ve své originální teorii tyto pojmy nerozlišuje a aplikuje poznatky z pozorování několika různě velkých jedinců univerzálně i na vztahy během ontogeneze (Huxley, 1932). Bylo předpokládáno, že analýza variability dospělců z velké části vysvětlí změny během ontogenetického vývoje, avšak pozdější publikace jasně ukazují rozdíly mezi ontogenetickými a statickými allometrickými trendy, konkrétně například u velikosti neurokrania a obličejové části lebky primátů (Cheverud, 1982). Dalším typem allometrie je evoluční allometrie, která

porovnáva změny buď napříč fylogenetickými větvemi, nebo mezi příslušníky jedné evoluční linie, například v případě fosilií. Evoluční allometrii lze opět lehce zaměnit za allometrii ontogenetickou, proto je kritické pro porovnání vybrat takové příslušníky druhů, kteří spadají do porovnatelných vývojových stádií. To může u některých druhů představovat problém, protože zatímco například u hmyzu s holometabolickou metamorfózou lze mezi jednotlivými stádií rozlišovat lehce, mnoho organismů jasně rozlišenými životními fázemi nedisponuje, u organismů s neukončeným růstem je toto rozlišení ještě složitější (Klingenberg, 1996).



Obrázek 3: Ilustrace allometrických úrovní. Ovály představují populace jednotlivých ontogenetických stádií, která jsou mezi třemi druhy homologní. Obdélníky zobrazují skupiny zahrnuté v analýze ontogenetických, statických a evolučních allometrických vztahů (Klingenberg, 1996).

### **3. Obecné modely evolučních strategií morfologické allometrie buněk**

V kontextu jednobuněčných organismů je poměr S/V naprosto klíčovým. Tento poměr má vliv na téměř každý aspekt života buňky na všech jejích úrovních, od kinetiky biochemických reakcí až po ekologii celého organismu. Mimo jiné umožňuje výměnu energie a látek s vnějším prostředím, na membránách semiautonomních organel jsou zpravidla umístěny proteinové komplexy zodpovědné za energetický metabolismus. V různých prostředích existují různé selekční tlaky, například v dlouhodobě vodních stanovištích se stálým přísunem živin jsou selektovány řasy, které jsou schopny živiny rychle zpracovat, naopak na dlouhodobě oligotrofních stanovištích je vyvíjen tlak na efektivní získávání nutrientů; v obou případech to jsou vlastnosti, kterých lze dosáhnout zvětšením povrchu. Velký objem umožňuje buňkám skladovat zásoby v dobách nedostatku, což je výhodné v prostředí s nárazovým výskytem zdrojů (Litchman, Klausmeier a Yoshiyama, 2009).

Jak bylo uvedeno výše, pokud buňka roste izometricky, povrch je ve vztahu k objemu škálován exponentem  $\frac{2}{3}$ . Vzhledem k důležitosti velikosti povrchu v životě buňky není však překvapivé, že v průběhu evoluce vznikly adaptace, které buňkám umožňují tento poměr pozměňovat. Následující strategie, kterými se buňky vzdalují od exponentu  $\frac{2}{3}$ , byly navrženy již dřívějšími autory (Gould, 1966), Jordan Okie (Okie, 2013) však rozvinul jejich matematickou podstatu a biologické mechanismy. Následující podkapitoly se věnují jednotlivým modelům a jejich výskytům v přírodě.

### 3.1. Komplikovanost povrchů (fraktalita)

Jedním způsobem, kterým je možno dramaticky zvětšit povrch buňky, je zvyšování komplexity povrchu (Obrázek 4). Zářezy, výrůstky, řasinky či vrásky se vyskytují například na tylakoidních membránách sinic, kristách mitochondrií či luminální straně buněk střevního epitelu. Okie zmiňuje podobnost fraktálům, neboť u určitých typů buněk pozoroval soběpodobnost (tedy opakující se tvar v různých přiblíženích), což je vlastnost, která definuje fraktál (Mandelbrot, 1982).

Jde o běžný mechanismus přítomný v organelách, buňkách i celých organismech. Tvorbou složitějšího povrchu jsou buňky schopny dosáhnout škálovacího exponentu výrazně vyššího než  $\frac{2}{3}$  (Okie, 2013). Komplexita tvaru buněk je často součástí studií týkajících se jednobuněčných řas (Veselá *et al.*, 2009; Woodard *et al.*, 2016), které jsou zřejmě schopny komplexitu svého povrchu měnit během svého životního cyklu, ale soběpodobnost je pozorována například i u větvi jilmu (Koyama, Yamamoto a Ushio, 2017).

### 3.2. Geometrická nepodobnost

Dva objekty nazýváme podobnými, pokud mají stejný tvar. Pokud mají i stejnou velikost, označujeme je jako shodné, pokud se velikostí liší, jsou si podobné a izometricky škálované. Například všechny čtverce jsou si podobné, protože mají čtyři identicky dlouhé strany a mezi nimi pravé úhly. Pokud se při růstu tvar objektu mění, výchozí a finální tvar jsou si nepodobné.

Pokud zkoumáme trojrozměrné objekty, používáme k jejich popsání většinu alespoň tři délky. Pokud alespoň jedna z nich mění svou velikost nelineárně vůči ostatním, růst celého objektu dostává allometrický charakter. Podle toho, který rozměr objektu vykazuje odlišnou rychlost růstu, můžeme nepodobnost dělit do tří kategorií – planarita a protáhlost, při kterých se nepoměrně mění jeden rozměr, a hybridní nepodobnost, která vykazuje změnu ve dvou rozměrech (Obrázek 4). Tato strategie bývá využívána například planktonními vývojovými

stádiu živočišných organismů, kupříkladu larvami langust, které rostou téměř výhradně ve dvou rozměrech (Glazier, Hirst a Atkinson, 2015).

Samostatným typem geometrické nepodobnosti je dutost objektu. Přítomnost metabolicky neaktivních oblastí v buňce nemění povrch buňky, ale klesá její využitý objem. V těchto případech se do poměru S/V počítá pouze aktivní objem buňky a poměr tím pádem roste. Tuto strategii lze pozorovat ve formě vesikulů či vakuol, které jsou obzvláště nápadné v buňkách rostlin a zelených řas, kde mohou zabírat většinu objemu dospělé buňky. Na rozdíl od buněčného povrchu, který je pro mnohé organismy statický kvůli rigidní buněčné stěně, lze objem vakuol a vesikulů během života operativně měnit a reagovat tak na aktuální potřeby organismu. Tvorba vakuol je méně náročná na živiny než tvorba stejně objemné cytoplasmy, a krom příznivějšího poměru S/V může větší vakuolární objem usnadnit vychytávání živin z okolí – pokud se živiny akumulují ve vakuole, cytoplasmatická koncentrace dané živiny klesne a rychlost jejího přenosu přes membránu roste (Stolte a Riegman, 1995). Na modelu rozsivek bylo ukázáno, že poměr objemu vakuol ku celkovému objemu s velikostí buňky roste (Raven, 1995).

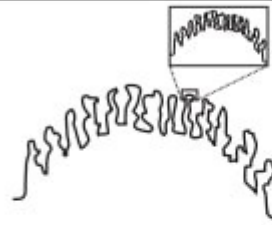
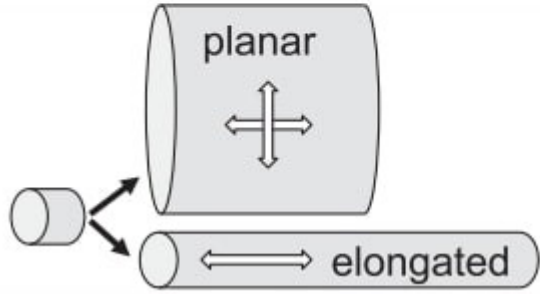
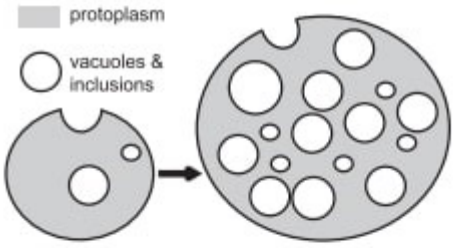
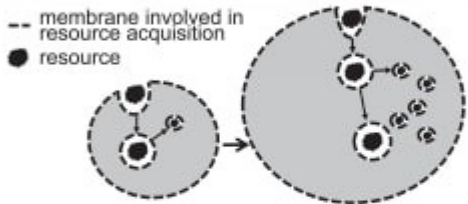
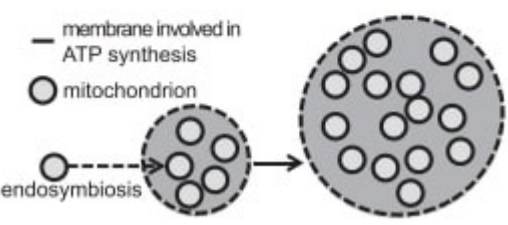
Geometrickou nepodobností mohou buňky teoreticky dosáhnout škálovacího exponentu jak nižšího než  $\frac{2}{3}$  (útvár se tedy s rostoucí velikostí přibližuje kulovitému tvaru), tak i výrazné pozitivní allometrie se škálovacím koeficientem vyšším než 1. Jedná se o strategii přítomnou napříč životními formami, membránové organely eukaryot jim navíc umožňují část objemu vyplnit metabolicky neaktivním prostorem a tím poměr S/V dále měnit (Okie, 2013).

### **3.3. Internalizace povrchu**

Část vesikulů přítomných v buňkách vzniká vchlípením cytoplasmatické membrány a následným osamostatněním vzniklého váčku, na jehož membráně jsou stále přítomné membránové proteiny a který slouží k transportu a příjmu živin. Okie (Okie, 2013) rozeznává dva způsoby, kterými se tyto internalizované struktury mohou podílet na změně poměru S/V. V prvním z nich se daného metabolického procesu účastní jak vnější membrána, tak internalizované membrány vesikulů. Celkový povrch se tedy rovná součtu povrchu vnější membrány a vnitřních membrán, čímž může buňka svůj povrch výrazně zvýšit (Obrázek 4).

V druhém případě nevznikly vnitřní struktury pouhým vchlípením cytoplasmatické membrány, ale endosymbiózou, popřípadě byl zkoumaný proces plně relokalizován na vnitřní membrány. Cytoplasmatická membrána není danou funkcí schopna vykonávat (například syntéza ATP na

membránách mitochondrií), do poměru S/V se tedy počítá jen povrch vnitřních struktur. Na povrch vnější membrány není brán ohled, objem je ale zahrnut všechen.

Strategy	Cellular example	Schematic
Surface elaborations & fractality	Convolved plasma membranes allowing for increased resource uptake	
Classic geometric dissimilitude	Solid object Cells increase in size more quickly along 1 or 2 dimensions than a 3 <sup>rd</sup> dimension	
	Hollow object Changing proportion of vacuoles & non-living cell inclusions	
Internalization	Resource uptake with vacuoles & vesicles increases total effective membrane surface area for uptake	
	ATP synthesis on membranes of mitochondria	

Obrázek 4: Strategie pro změnu poměru S/V s ilustracemi (Okie, 2013).

Povrch mitochondrií úzce souvisí s metabolickou mírou organismu a jejich počet a rozmístění jsou ve vztahu k objemu přísně regulovány (Fenchel, 2014). Existuje více strategií, jak škálovat celkový povrch a objem semiautonomních organel ve vztahu k objemu organismu, aby byly pokryty veškeré jeho energetické potřeby. S objemem může v buňce buď přibývat pouze počet organel, jejichž velikost zůstává stejná (N strategie – *number of organelles* – počet organel),

nebo může být udržován stálý počet zvětšujících se organel (V strategie – *volume of organelles* – objem organel), popřípadě lze využít kombinaci těchto strategií (M strategie – *mixture of changes* – směs změn). Fotoautotrofní i chemoheterotrofní mnohobuněčné organismy využívají především strategii N, která jim pravděpodobně umožňuje lépe manipulovat respiračním a fotosyntetickým aparátem v případě změn prostředí. Jednobuněčné organismy využívají strategie N nebo M, v druhém případě je však variabilita počtu organel výrazně vyšší než variabilita jejich velikosti. Na rozdíl od V strategie, která by vedla k výrazně nižšímu nárůstu povrchu než objemu, strategie N teoreticky umožňuje buňkám při růstu dosáhnout lineárního škálování metabolicky aktivních povrchů, a tím pádem i lineárnímu škálování jejich metabolické míry (Okie, Smith a Martin-Cereceda, 2016).

#### **4. Morfologická allometrie volně žijících buněk**

Studium S/V poměru mikroskopických řas, zvláště na populační úrovni, se může vzhledem k malým rozměrům a vysoké abundanci setkat s metodickými problémy. Tradičním přístupem je geometrická aproximace reálných buněčných tvarů. Druhům je přiřazen jeden z modelových trojrozměrných tvarů, který co nejpřesněji vystihuje jejich typickou morfologii, a z rozměrů změřených ve světelném mikroskopu je poté vypočítán přibližný povrch a objem jedince, popřípadě biomasa celé populace, která je významným faktorem v analýze ekologie stanoviště (Hillebrand *et al.*, 1999). Nevýhodou této metody je nepřesnost, která do velké míry záleží na počtu modelových tvarů, který se pohybuje v desítkách, avšak mikroskopické řasy mají notoricky složité a různorodé tvary, které lze jen těžko kategorizovat do takto nízkého počtu skupin. Kvůli podstatě dvourozměrného obrazu světelného mikroskopu bývá navíc obtížné přesně změřit výšku jednotlivých řas, která bývá aproximována z ostatních rozměrů, což ovšem do měření vnáší další chyby. Oproti mechanizovanému měření je ale tato metoda méně technicky náročná a zahrnuje přesnější taxonomické rozlišení, které je pro dynamiku společenstev taktéž podstatné (Sun a Liu, 2003).

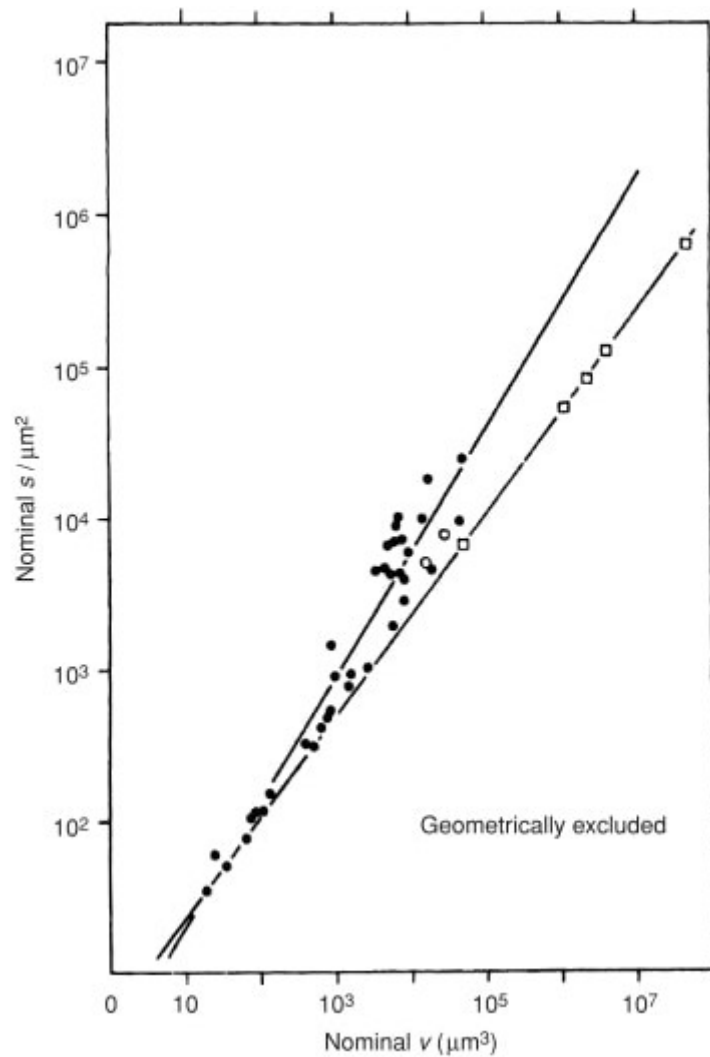
Zajímavým tématem je predikce metabolických a demografických vlastností druhů založená na morfologických datech. Zdá se, že několik morfologických znaků organismu nám dokáže s určitou přesností dát představu o zdánlivě málo souvisejících hodnotách, jako je například maximální rychlost růstu, abundance či průměrná biomasa, a lze dle nich organismy rozřadit do několika funkčních skupin (Kruk *et al.*, 2010). Tato klasifikace není univerzálně přijímána, může ale nalézt aplikaci v určitých ekologických studiích.

Díky výše zmíněnému sublineárnímu škálování metabolismu organismů vůči jejich velikosti se nabízí otázka, jak tento fakt ovlivňuje jejich kompetiční zdatnost. Bylo ukázáno, že kulovité buňky nejlépe využívají zdroje v prostředí za malé velikosti a jejich schopnost využití s objemem stabilně klesá. Naopak pokud mají buňky dostatek výstupků a dostatečně se svým povrchem vzdalují kouli, jejich schopnost využít zdroje v prostředí, a tím pádem i jejich kompetiční zdatnost, s objemem roste (Grover, 1989).

Přestože rozdílné tvary různě velkých příslušníků stejného druhu jsou pozorovány rutinně, některé studie neprokázaly jiné než izometrické škálování S/V poměru při analýze rozměrů jednobuněčných fotosyntetických organismů (Niklas, 1994b). V Niklasově článku jsou analyzována data získaná z dříve publikované literatury, ve kterých se vyskytuje široké spektrum organismů (konkrétně rozsivky, zelené řasy, zlativky a obrněnky (Mullin, Sloan a Eppley, 1966)) s různými morfologiemi, které jsou však všechny relativně jednoduché. Zároveň je zahrnut teoretický model, který zkoumá poměr S/V u počítačově modelovaných buněčných morfologií založených na několika základních tvarech (koule, sféroidy a válec), u kterých se škálovací exponent poměru S/V také pohyboval kolem  $\frac{2}{3}$ . Autor však v tomto článku nevyklučuje možnost allometrického vztahu a poukazuje na viditelný rozdíl v morfologiích různě velkých buněk.

Reynolds (Reynolds, 2006) ve své analýze zahrnul jednobuněčné řasy mnoha různých tvarů (například *Synechococcus*, *Staurastrum pingue*), i některá cenobia (například *Fragilaria crotonensis*), vláknité řasy (například *Anabaena circinalis*) a kolonie žijící ve slizu (například *Volvox globator*). S výjimkou slizovitých kolonií, které vykazovaly škálovací exponent poměru S/V velmi blízký  $\frac{2}{3}$ , ostatní formy se od izometrického vztahu signifikantně liší ( $a = 0,82$ ) a větší řasy mají zpravidla výrazně větší povrch než koule stejného objemu (Obrázek 5, Tabulka 1).

Reynolds podotkl, že zatímco hodnoty objemu v jeho datech se liší až o 5 řádů, poměr S/V se liší pouze o 2 řády. Vysvětlením tohoto nepoměru je zřejmě právě to, že poměr S/V je pro ekologii organismu klíčový a proto evolučně konzervovaný, a tím pádem jakkoliv silný je tlak na velikost a složitost organismu, výsledek evoluce určuje především potřeba udržení určitého poměru S/V (Lewis Jr., 1976). Proti této hypotéze však stojí existence slizovitých kolonií, které jsou vesměs kulovité a jejichž poměr S/V roste izometricky. Slizovitost spolu s kulatým tvarem však může poskytovat mnohé výhody (například ochranu proti patogenům či predaci, snadnější motilitu nebo usnadnění příjmu živin), které by mohly umožňovat jejich mimořádně nízký poměr S/V (Reynolds, 2006).



Obrázek 5: Graf logaritmičsky transformovaného vztahu povrchu a objemu fytoplanktonu. Spodní křivka zobrazuje vztah S/V slizovitých kolonií ( $\log s = 0.67 \log v + 0.7$ ), druhá křivka zobrazuje vztah S/V všech ostatních zkoumaných organismů ( $\log s = 0.82 \log v + 0.49$ ) (Reynolds, 2006).

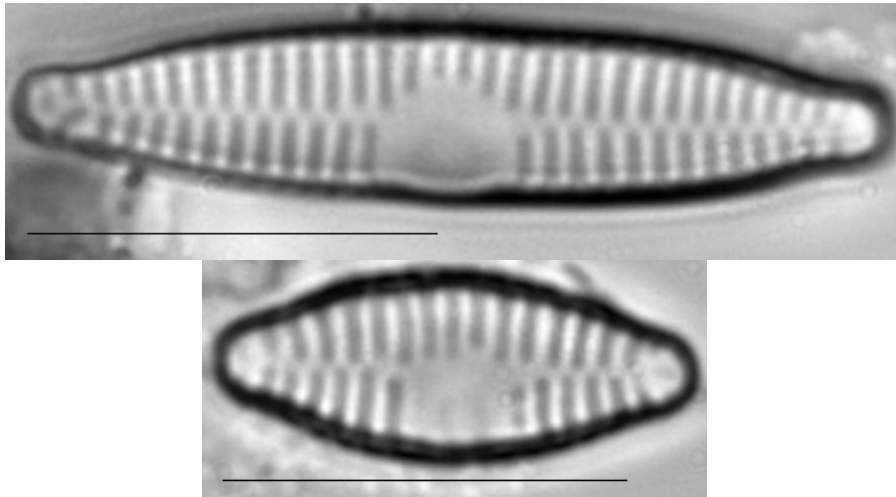
	$V_{\text{organismu}} (\mu\text{m}^3)$	$S_{\text{organismu}} (\mu\text{m}^2)$	$S_{\text{modelové koule}} (\mu\text{m}^2)$
<i>Synechococcus</i>	18	35	33
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	600	404	344
<i>Cryptomonas ovata</i>	2710	1030	940
<i>Closterium aciculare</i>	4520	4550	1322
<i>Staurastrum pingue</i>	9450	6150	2162

Tabulka 1: Objemy a povrchy vybraných jednobuněčných fytoplanktonních druhů (data z Reynolds, 2006) srovnané s teoreticky vypočítanými povrchy stejně objemných koulí.

Zatímco všechny tři Okieho (Okie, 2013) modely zahrnují změnu poměru S/V, pouze první dva (fraktalita a geometrická nepodobnost) se týkají přímo morfologie povrchu. S geometrickou

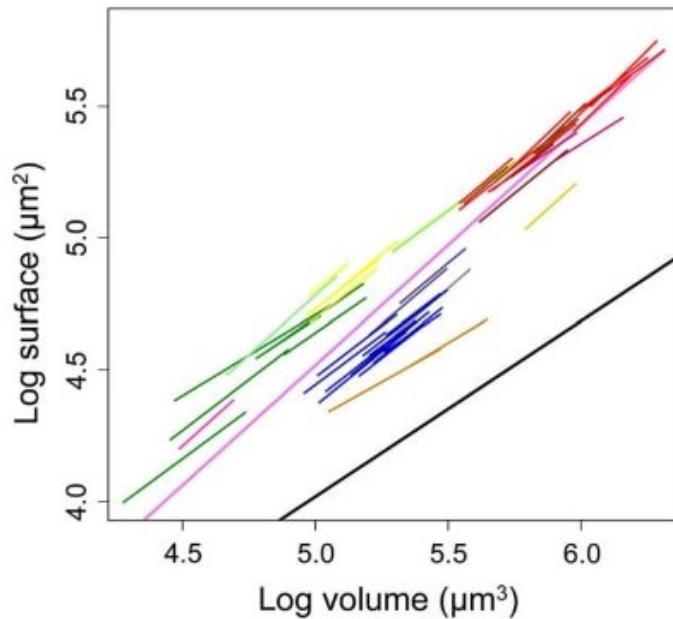


nepodobností se setkáváme již v Niklasově (Niklas, 1994b) experimentu, kde jsou modelovány různé tvary s různými poměry stran. V přírodě je tato strategie široce zastoupena v mnoha skupinách organismů, z řad řas lze uvést například rozsivky, jejichž tvar se v rámci životního cyklu mění z protáhlých velkých buněk na nápadně oblejší malé buňky. Jejich specifikem je navíc unikátní životní cyklus, během něž se jedinec zmenšuje, což umožňuje pohled na morfologickou allometrii z mírně odlišného úhlu pohledu než běžné ontogenetické modely (Obrázek 6) (Round, Crawford a Mann, 1990; Woodard *et al.*, 2016).



Obrázek 6: Rozdíl tvaru dvou různě velkých buněk rozsivky *Fragilaria vaucheriae*. Větší buňka má nápadně protáhlejší tvar, menší buňka je naopak oblejší (Morales, 2010).

Fraktalita je na rozdíl od geometrické nepodobnosti zkoumána méně. Například krásivky (Desmidiaceae, Streptophyta) představují díky svým pevným buněčným stěnám, snadné kultivaci, asexuálnímu rozmnožování a často velmi složitým povrchům velmi vhodný model pro studium fraktality v přírodě. Například řasy rodu *Micrasterias* nezářidka disponují více či méně laloky a ostrými zářezy, které dramaticky zvyšují jejich povrch. Analýza 16 druhů tohoto rodu ukázala, že větší buňky mají zpravidla složitější povrchy, čímž se vyhýbají potenciálnímu snížení S/V poměru, které jinak s velikostí přichází. Většina populací vykazovala jasně hyperallometrický vztah poměru S/V (Obrázek 7), avšak u některých nebylo možno vyloučit izometrický vztah a jiné dokonce dosahovaly škálovacího exponentu signifikantně nižšího než  $\frac{2}{3}$ . Mezi ně se řadí například *M. ralfsii*, který se od ostatních zkoumaných druhů jasně liší svým velmi zaobleným povrchem. Naopak druhy, jejichž povrch byl více lobulovaný a zařezávaný, vykazovaly nejvyšší škálovací exponenty – existoval kvantifikovatelný rozdíl mezi jednotlivými druhy (Neustupa, 2016; Fonseca, Feijó a Neustupa, 2019).



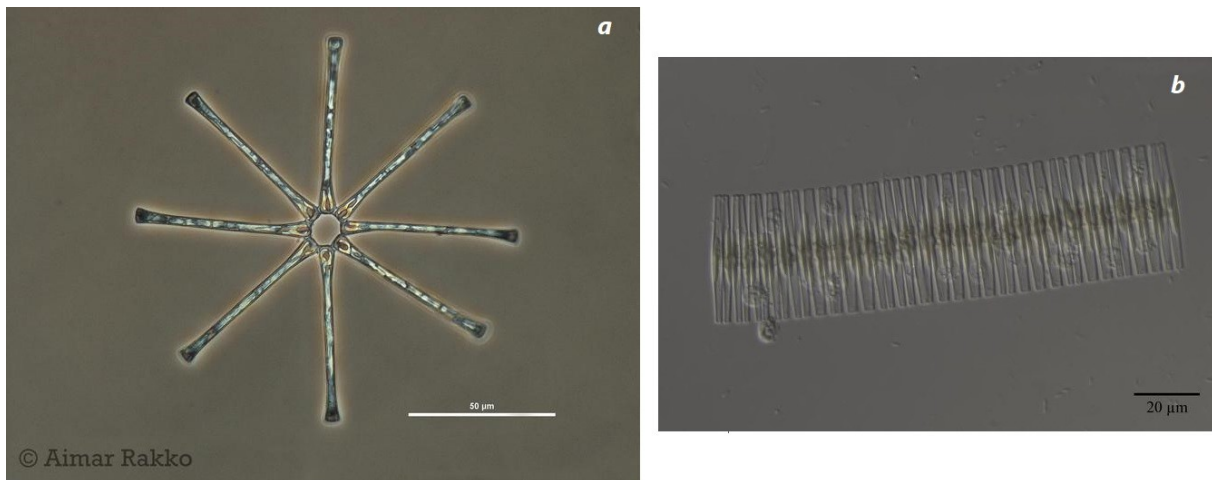
Obrázek 7: Graf zobrazující logaritmičticky transformovaný vztah mezi povrchem a objemem krásivek rodu *Micrasterias*. Jednotlivé barvy odpovídají jednotlivým druhům, jednotlivé linie představují populace. Černá linie představuje sklon odpovídající izometrickému vztahu, fialová sklon celého souboru (Neustupa, 2016).

#### 4.1. Koloniální morfologie

Agregace buněk do kolonií je mezi mikroskopickými řasami relativně častým jevem, přítomným napříč fylogenetickými větvemi i velkými evolučními změnami (například *Nostoc* (sinice), *Volvox* (zelené řasy) či *Zygnema* (spájivky)) (Starr, 1984). Koloniální formy fytoplanktonu na rozdíl od jednobuněčných forem nevykazují negativní alometrický vztah mezi rychlostí růstu a velikostí buňky, mohou tedy čerpat výhod velikosti a zároveň si udržet vysokou rychlost růstu a rozmnožování (Niklas, 2000; Nielsen, 2006). Mezi koloniálními formami dominují podlouhlé a komplexní struktury, pravděpodobně kvůli svému příznivému poměru S/V (Mittler *et al.*, 2019).

Jednou z nejčastějších koloniálních forem mezi mikroskopickými řasami jsou vlákna, ve kterých jsou v některých případech buňky dokonce spojeny tak, aby se sčítaly délky jejich nejdelší stran, a tím pádem byly délka a povrch kolonie maximalizovány. Jde také o jednu z možných adaptací proti predaci, mnohé vláknité druhy jsou zooplanktonem spásány v menší míře než jejich jednobuněčné protějšky, zvláště pokud jsou svinuty do těsné spirály (Fulton, 1988; Reynolds, 2006). Z Reynoldsových (Reynolds, 2006) příkladů dosahují z cenobiálních forem nejvyššího S/V *Asterionella formosa*, jejíž buňky jsou jasně deformovány v jednom rozměru a jsou spojeny jen minimálním povrchem (Obrázek 8a), a *Fragilaria crotonensis*, která svým vzhledem připomíná dvoustranný hřeben – její buňky disponují dvěma tenkými výrůstky

a jsou spojeny svým středem (Obrázek 8b). Vznik kolonií tedy v určitých případech připomíná Okieho (Okie, 2013) modely pro změny poměru S/V organismu.



Obrázek 8: Typické kolonie rozsivek *Asterionella formosa* (a) (Rakko, 2014) a *Fragilaria crotonensis* (b) (Skjelbred, 2013).

#### 4.2. Form resistance (odpor tvaru)

Je již obecně přijímáno, že větší buňky mívají často vyšší povrch než koule s obdobným objemem. Se zvýšeným povrchem je mimo jiné spojeno vyšší tření, kterému je organismus vystaven při pohybu v médiu. Pro ekologii planktonních organismů (tj. organismů, které se pohybují pasivně za pomoci vírů a pohybu vody) je důležitá rychlost sedimentace, kterou je potřeba udržovat v rozmezí, které organismu umožní zůstat v jeho optimální pozici v rámci vodního sloupce. Vlastnost, která říká, o kolik rychleji či pomaleji bude těleso klesat v porovnání s koulí o stejném objemu, se nazývá odpor tvaru (form resistance,  $\Phi$ ). Konkrétní hodnoty pro různé morfologie fytoplanktonu zkoumala studie Padisákové (Padisák, Soróczki-Pintér a Rezner, 2003). Jednotlivé tvary byly vytvořeny z PVC či modelovací hmoty a byla změřena rychlost jejich klesání v glycerinu, tato rychlost byla poté porovnána s rychlostí stejně objemné koule z identického materiálu. Ze zkoumaných forem měly  $\Phi$  nižší než jedna (tedy klesaly rychleji než koule) pouze některé bičíkaté formy. K pomalejšímu klesání vedly změny, které vedou k vyššímu poměru S/V. Větší počet i velikost ostnů a výrůstků na buňce odpor tvaru jasně zvyšovaly, stejně tak symetrie a počet buněk v kolonii. Deformace tvaru v jednom či dvou směrech (tzn. protahování či zplošťování) taktéž vedly k pomalejšímu klesání (Padisák, Soróczki-Pintér a Rezner, 2003). Tato studie se zabývala čistě tvarem buněk, avšak do rychlosti klesání se promítá mnoho faktorů, například vnitřní složení organismu, a tím pádem nelze toto pozorování tak snadno zobecňovat (Takahashi a Be, 1984; Miklasz a Denny, 2010). Ve studiích, které se zabývaly daty o rychlosti klesání reálných fytoplanktonních organismů, byla

nalezena silná souvislost mezi protáhlými tvary a pomalejším klesáním, avšak komplexita tvarů se do rychlosti signifikantně nepromítla (Durante *et al.*, 2019) a v některých případech rostoucí velikost kolonie klesání urychlila (Conway a Trainor, 1972). Přesný vliv morfologické allometrie na udržení organismu ve vodním sloupci zatím nelze jasně formulovat.

### 4.3. Žrací tlak

Predace a přítomnost zooplanktonu představuje pro fytoplankton ohrožení a silný tlak na změnu morfologie. Především pro populace pikofytoplanktonu představuje žrací tlak (*grazing*) extrémně silný regulační mechanismus, na rozdíl od větších druhů fytoplanktonu, které často bývají více limitovány přítomností živin (Klauschie *et al.*, 2012). Způsoby, kterými organismy mohou reagovat na signály přítomných predátorů, jsou limitované díky jejich často omezené motilitě. Je pravděpodobné, že allometrický růst ostnů, štětín a dalších úzkých výrůstků, stejně jako koloniální morfologie, představují pro druhy evoluční výhodu v podobě ochrany před zooplanktonem určitých rozměrů, s rostoucí velikostí predátora však tato ochrana ztrácí na účinnosti (Levine *et al.*, 1999).

Řasy vykazují také okamžitou odpověď na přítomnost konkrétního predátora. V experimentech s populacemi řas, které se vyskytují jak v koloniálních, tak jednobuněčných formách (například *Scenedesmus*, *Desmodesmus* či *Chlorella*) byly pozorovány změny indukované přidáním filtrátu z kultury, ve které byl chován konkrétní druh zooplanktonu. V případě rodů *Scenedesmus* a *Desmodesmus*, které se běžně vyskytují v koloniích o různém počtu buněk, dochází ke zvýšení průměrného počtu buněk v kolonii (Lürling, 2003), a v případě rodu *Chlorella*, která je převážně jednobuněčná, došlo k agregaci do čtyřbuněčných kolonií a nárůstu štětín (Luo *et al.*, 2006). K allometrickým změnám tvaru tedy může docházet v rámci okamžité reakce na prostředí, a ne pouze v rámci vývoje či evoluce. K těmto změnám však nedochází univerzálně, ne všechny zkoumané druhy a populace reagovaly se stejnou rychlostí a intenzitou. Větší počet buněk často znamená rychlejší klesání a představuje tak pro organismy další riziko (Conway a Trainor, 1972). Zmíněné rody jsou však známé pro své kosmopolitní rozšíření a vynikají svou fenotypickou plasticitou, poznatky o jejich změně morfologie v přítomnosti *grazingu* tedy nelze široce aplikovat či nazývat univerzální vlastností fytoplanktonu.

## **5. Závěr**

Tato práce vysvětluje koncept allometrie a přibližuje jeho aplikaci v několika běžných biologických kontextech. Představuje základní pojmy, se kterými se ve studiu alometrických vztahů setkáváme, a osvětluje rozdílné přístupy, které lze v rámci experimentů využít. Porozumění a popsání alometrických vztahů má potenciální využití například v populační ekologii či vývojové biologii, ale i v mnohých dalších disciplínách, které se zabývají morfologickými či fyziologickými změnami.

Morfologie je naprosto klíčovým znakem všech živých organismů a veškeré morfologické změny se určitým způsobem promítají do ekologie a následně evoluční úspěšnosti organismu i populací. Mikroskopické řasy jsou vhodným modelovým organismem pro studium morfologických změn kvůli své velikostní a tvarové variabilitě, snadné dostupnosti a nenáročnosti na kultivaci, pevné buněčné stěně a do určité míry i objektivní estetické přitažlivosti. Jejich populace mají masivní dopad na koloběh živin a primární produkci a jsou klíčovým hráčem ve vývoji klimatických změn. Studium mikrořas je nevyhnutelně propojené se studiem veškerých vodních ekosystémů a potažmo i ekologie celé planety.

Studium allometrie na jednobuněčných řasách v tuto chvíli není ve vědecké komunitě příliš populární, ale i přesto byly na tomto poli učiněny zajímavé poznatky, především v oblasti změn tvaru. Allometrické trendy mají potenciál pro prohloubení našeho chápání řas a bezesporu se jedná o oblast, která si v budoucnu zaslouží pozornost.

### Seznam literatury

- Alexander, R. M. *et al.* (1979) „Allometry of the limb bones of mammals from shrews (Sorex) to elephant (Loxodonta)", *Journal of Zoology*, 189(3), s. 305–314.
- Cheverud, J. M. (1982) „Relationships among ontogenetic, static, and evolutionary allometry", *American Journal of Physical Anthropology*, 59(2), s. 139–149.
- Conway, K. a Trainor, F. R. (1972) „Scenedesmus Morphology and Flotation", *Journal of Phycology*, s. 138–143.
- DeLong, J. P. *et al.* (2010) „Shifts in metabolic scaling, production, and efficiency across major evolutionary transitions of life", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(29), s. 12941–12945.
- Dodds, P. S., Rothman, D. H. a Weitz, J. S. (2001) „Re-examination of the '3/4-law' of metabolism", *Journal of Theoretical Biology*, 209(1), s. 9–27.
- Durante, G. *et al.* (2019) „Allometric scaling and morphological variation in sinking rate of phytoplankton", *Journal of Phycology*, 55(6), s. 1386–1393.
- Fenchel, T. (2014) „Respiration in Heterotrophic Unicellular Eukaryotic Organisms", *Protist*. Elsevier GmbH., 165(4), s. 485–492.
- Fonseca, B. M., Feijó, L. M. a Neustupa, J. (2019) „Habitat preferences of *Micrasterias arcuata* (Desmidiaceae, Viridiplantae) in wetlands from central Brazil: an allometric study", *Hydrobiologia*, 842(1), s. 143–156.
- Fulton, R. S. (1988) „Grazing on filamentous algae by herbivorous zooplankton", *Freshwater Biology*, 20(2), s. 263–271.
- Glazier, D. S., Hirst, A. G. a Atkinson, D. (2015) „Shape shifting predicts ontogenetic changes in metabolic scaling in diverse aquatic invertebrates", *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1802).
- Gould, S. J. (1966) „Allometry and size in ontogeny and phylogeny.", *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 41(4), s. 587–640.
- Grover, J. P. (1989) „Influence of Cell Shape and Size on Algal Competitive Ability", *Journal of Phycology*, 25(2), s. 402–405.
- Hillebrand, H. *et al.* (1999) „Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae",

*Journal of Phycology*, 35(2), s. 403–424.

Hu, T. M. a Hayton, W. L. (2001) „Allometric scaling of xenobiotic clearance uncertainty versus universality", *AAPS PharmSci*, 3(4), s. 30–43.

Huxley, J. S. (1924) „Constant Differential Growth-Ratios and their Significance", *Nature*, 114(2877), s. 895–896.

Huxley, J. S. (1932) *Problems of relative growth*.

Huxley, J. S. a Teissier, G. (1936) „Terminology of relative growth-rates", *Nature*, 146(3706), s. 618.

Iovine, M. K. a Johnson, S. L. (2000) „Genetic Analysis of Isometric Growth Control Mechanisms in the Zebrafish Caudal Fin", *Genetics Society of America*, 155(3), s. 1321–1329.

Kerkhoff, A. J. *et al.* (2005) „Plant allometry, stoichiometry and the temperature-dependence of primary productivity", *Global Ecology and Biogeography*, 14(6), s. 585–598.

Khan, M. I., Shin, J. H. a Kim, J. D. (2018) „The promising future of microalgae: Current status, challenges, and optimization of a sustainable and renewable industry for biofuels, feed, and other products", *Microbial Cell Factories*. BioMed Central, 17(1), s. 1–21.

Klauschies, T. *et al.* (2012) „Climate change effects on phytoplankton depend on cell size and food web structure", *Marine Biology*, 159(11), s. 2455–2478.

Kleiber, M. (1932) „Body size and metabolism", *Hilgardia*, 6(11), s. 315–352.

Klingenberg, C. P. (1996) „Multivariate Allometry", in Marcus, L. F. *et al.* (ed.) *Advances in Morphometrics*. NATO ASI S. Springer, Boston, MA, s. 23–49.

Koyama, K., Yamamoto, K. a Ushio, M. (2017) „A lognormal distribution of the lengths of terminal twigs on self-similar branches of elm trees", *Proceedings. Biological sciences*, 284(1846).

Kruk, C. *et al.* (2010) „A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton", *Freshwater Biology*, 55(3), s. 614–627.

Levine, S. N. *et al.* (1999) „The impact of zooplankton grazing on phytoplankton species composition and biomass in Lake Champlain (USA-Canada)", *Journal of Great Lakes Research*. Elsevier, 25(1), s. 61–77.

- Lewis Jr., W. M. (1976) „Surface/volume ratio: Implications for phytoplankton morphology", *Science*, 192(4242), s. 885–887.
- Lewis Jr., W. M. (1989) „Further evidence for anomalous size scaling of respiration in phytoplankton", *Journal of Phycology*, 25(2), s. 395–397.
- Litchman, E., Klausmeier, C. A. a Yoshiyama, K. (2009) „Contrasting size evolution in marine and freshwater diatoms", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(8), s. 2665–2670.
- Luo, W. *et al.* (2006) „Genotype versus Phenotype Variability in *Chlorella* and *Micractinium* (Chlorophyta, Trebouxiophyceae)", *Protist*, 157(3), s. 315–333.
- Lüring, M. (2003) „Phenotypic plasticity in the green algae *Desmodesmus* and *Scenedesmus* with special reference to the induction of defensive morphology", *Annales de Limnologie*, 39(2), s. 85–101.
- Mandelbrot, B. B. (1982) *The Fractal Geometry of Nature*.
- Miklasz, K. A. a Denny, M. W. (2010) „Diatom sinking speeds: Improved predictions and insight from a modified Stoke's law", *Limnology and Oceanography*, 55(6), s. 2513–2525.
- Mittler, U. *et al.* (2019) „Length–volume relationship of lake phytoplankton", *Limnology and Oceanography: Methods*, 17(1), s. 58–68.
- Morales, E. (2010) *Fragilaria vaucheriae*, *Diatoms of North America*. Dostupné z: [https://diatoms.org/species/fragilaria\\_vaucheriae](https://diatoms.org/species/fragilaria_vaucheriae) (Viděno: 30. červenec 2020).
- Mullin, M. M., Sloan, P. R. a Eppley, R. W. (1966) „Relationship between carbon content, cell volume, and area in phytoplankton", *Limnology and Oceanography*, 11(2), s. 307–311.
- Neustupa, J. (2016) „Static allometry of unicellular green algae: Scaling of cellular surface area and volume in the genus *Micrasterias* (Desmidiiales)", *Journal of Evolutionary Biology*, 29(2), s. 292–305.
- Nielsen, S. L. (2006) „Size-dependent growth rates in eukaryotic and prokaryotic algae exemplified by green algae and cyanobacteria: Comparisons between unicells and colonial growth forms", *Journal of Plankton Research*, 28(5), s. 489–498.
- Nielsen, S. L. a Sand-Jensen, K. (1990) „Allometric scaling of maximal photosynthetic growth rate to surface / volume ratio", *Limnology and Oceanography*, 35(1), s. 177–180.



- Niklas, K. J. (1994a) *Plant allometry: The Scaling of Form and Process*.
- Niklas, K. J. (1994b) „Size-Dependent Variations in Plant Growth Rates and the ,3/4 Power Rule“, *American Journal of Botany*, 81(2), s. 134–144.
- Niklas, K. J. (1994c) „The allometry of safety-factors for plant height“, *American Journal of Botany*, 81(3), s. 345–351.
- Niklas, K. J. (2000) „The evolution of plant body plans - A biomechanical perspective“, *Annals of Botany*, 85(4), s. 411–438.
- Okie, J. G. (2013) „General models for the spectra of surface area scaling strategies of cells and organisms: Fractality, geometric dissimilitude, and internalization“, *American Naturalist*, 181(3), s. 421–439.
- Okie, J. G., Smith, V. H. a Martin-Cereceda, M. (2016) „Major evolutionary transitions of life, metabolic scaling and the number and size of mitochondria and chloroplasts“, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1831).
- Padisák, J., Soróczki-Pintér, É. a Rezner, Z. (2003) „Sinking properties of some phytoplankton shapes and the relation of form resistance to morphological diversity of plankton - An experimental study“, in Martens, K. (ed.) *Aquatic Biodiversity. Developments in Hydrobiology*, s. 243–257.
- Rakko, A. (2014) *Asterionella formosa*. Dostupné z: [http://media.nordicmicroalgae.org/large/Asterionella formosa\\_5.jpg](http://media.nordicmicroalgae.org/large/Asterionella_formosa_5.jpg) (Viděno: 22. červenec 2020).
- Raven, J. A. (1995) „Scaling the seas“, *Plant, Cell & Environment*, 18(10), s. 1090–1100.
- Razavi, M. S., Shirani, E. a Kassab, G. S. (2018) „Scaling laws of flow rate, vessel blood volume, lengths, and transit times with number of capillaries“, *Frontiers in Physiology*, 9, s. 581.
- Reynolds, C. (2006) *Ecology of Phytoplankton*.
- Round, F. E., Crawford, R. M. a Mann, D. G. (1990) *The Diatoms: Biology and Morphology of the Genera*.
- Shingleton, A. W. (2010) *Allometry: The Study of Biological Scaling*, *Nature Education Knowledge*. Dostupné z: <https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/allometry-the->

study-of-biological-scaling-13228439/ (Viděno: 12. květen 2020).

Skjelbred, B. (2013) *Fragilaria crotonensis*. Dostupné z:

[http://media.nordicmicroalgae.org/large/Fragilaria crotonensis\\_2.jpg](http://media.nordicmicroalgae.org/large/Fragilaria_crotonensis_2.jpg) (Viděno: 22. červenec 2020).

Starr, R. C. (1984) „Colony Formation in Algae“, in Linskens, H. F. a Heslop-Harrison, J. (ed.) *Cellular Interactions*. Springer, Berlin, Heidelberg, s. 261–290.

Stolte, W. a Riegman, R. (1995) „Effect of phytoplankton cell size on transient-state nitrate and ammonium uptake kinetics“, *Microbiology*, 141(5), s. 1221–1229.

Sun, J. a Liu, D. (2003) „Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton“, *Journal of Plankton Research*, 25(11), s. 1331–1346.

Takahashi, K. a Be, A. W. H. (1984) „Planktonic foraminifera: factors controlling sinking speeds“, *Deep Sea Research*, 31(12), s. 1477–1500.

Tan, H. *et al.* (2019) „Ecological pressures and the contrasting scaling of metabolism and body shape in coexisting taxa: Cephalopods versus teleost fish“, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 374(1778).

Thompson, D. W. (1917) *On growth and form*.

Veselá, J. *et al.* (2009) „Morphometric study of *Navicula* morphospecies (Bacillariophyta) with respect to diatom life cycle“, *Fottea*, 9(2), s. 307–316.

West, G. B., Brown, J. H. a Enquist, B. J. (1997) „A General Model for the Origin of Allometric Scaling Laws in Biology“, *Science*, 276(5309), s. 122–126.

Woodard, K. *et al.* (2016) „Morphometric allometry of representatives of three naviculoid genera throughout their life cycle“, *Diatom Research*, 31(3), s. 231–242.