

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Biologie

Biologie a geologie se zaměřením na vzdělávání



Věra Hájková

Role velikosti buněk ve změnách velikosti těla u živočichů

(The role of cell size in body size changes in animals)

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Zuzana Starostová, Ph.D.

Praha, 2017

Poděkování:

Ráda bych poděkovala své školitelce Mgr. Zuzaně Starostové, Ph.D. za trpělivost a cenné rady, díky kterým jsem napsala bakalářskou práci.

Prohlášení:

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

V Praze, 15. 5. 2017

Věra Hájková

ABSTRAKT

Živočichové jsou velmi variabilní ve velikosti těla. Rozdíly ve velikosti těla nenacházíme pouze na mezidruhové úrovni, ale i uvnitř druhu, ať už se jedná o rozdíly ve velikosti v průběhu ontogeneze nebo mezi jedinci téhož druhu. Velikost organismu závisí na velikosti a počtu základních jednotek, ze kterých je složen, tj. buněk. Z tohoto hlediska lze měnit velikost těla pouze třemi způsoby - změnou velikosti buněk, změnou počtu buněk nebo kombinací těchto mechanismů. Předpokládá se, že na jedince během vývoje působí nespočet environmentálních vlivů, které mohou měnit velikost buněk a/nebo jejich počet. Mezi nejdiskutovanější vlivy prostředí se řadí teplota. Často platí, že organismy vyvíjející se nebo žijící v nižších teplotách, dosahují větší velikosti těla a ukazuje se, že za touto změnou stojí většinou změny ve velikosti buněk. Kromě teploty ovlivňuje velikost a počet buněk a potažmo i velikost těla také například koncentrace kyslíku nebo kvalita výživy. Zmíněné faktory se mezi sebou různě prolínají a nelze jednoznačně říci, že změny ve velikosti či počtu buněk zapříčinil jeden vliv. Ačkoliv bude zapotřebí dalších studií k ucelení dat pro všechny živočichy, pokouším se v práci shrnout poznatky o způsobech, jakými na buněčné úrovni dochází ke změnám ve velikosti těla u různých živočišných skupin na mezidruhové i vnitrodruhové úrovni a odhalit jak a které hlavní faktory velikost a počet buněk ovlivňují.

KLÍČOVÁ SLOVA

buňka, růst, teplota, velikost

ABSTRACT

Animals are very variable in body size. Differences in body size are visible not only at the interspecific level but also within species, whether they are differences in size during ontogeny or among individuals of the same species exposed to different environmental conditions. The size of the organism depends on the size and number of the basic units from which it is built, i.e. the cells. From this perspective body size can be changed only in three ways: by changing the cell size, by changing the number of cells, or by combining these two mechanisms. It is assumed that during development an individual can be affected by many environmental factors that can alter cell size and/or cell number. The most discussed one is the environmental temperature. Quite often, organisms that live or develop at low temperatures reach larger body sizes, and it was repeatedly found that the body size increase is associated with increase in cell size. In addition to temperature, the size and number of cells, and consequently the body size, can be affected for example by oxygen concentration or by quality of nutrition. Environmental factors can interact with each other and often it cannot be clearly stated that changes in size or number of cells are caused only by one particular factor. Although there is a clear need for further studies covering broader range of animal species, the aim of my study is to summarize the information about the cellular mechanisms of body size change at both the interspecific and intraspecific level in different animal groups and to uncover the main factors behind the change in cell size and cell number.

KEY WORDS

cell, size, growth, temperature

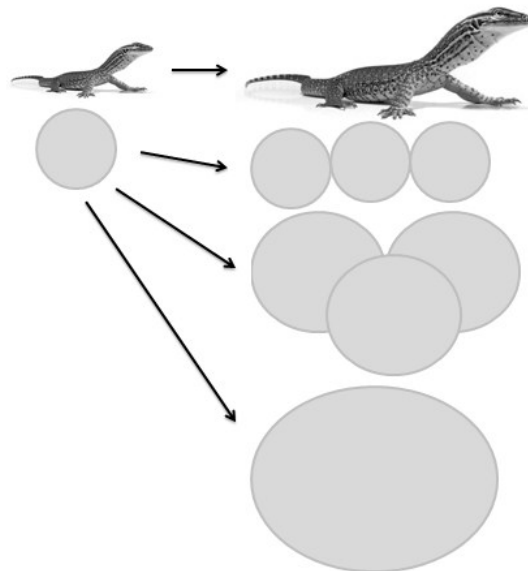
OBSAH

Abstrakt	3
Abstract	4
Úvod	6
1. Regulace velikosti těla, význam velikosti a počtu buněk i živočichů	7
1.1 Role velikosti buněk ve změnách škálování metabolismu	8
1.2 Mezidruhové rozdíly	10
1.3 Vnitrodruhové rozdíly	11
1.3a Geografické korelace	13
1.4 Nejčastěji měřené buňky	14
1.4a Červené krvinky	14
1.4b Epidermální buňky	15
1.4c Měření ommatidií	15
2. Hlavní faktory	15
3. Teplota	16
3.1 Bergmannovo pravidlo	18
3.2 Teplota a nadmořská výška	20
4. Kyslík	20
5. Výživa	22
6. Genetické predispozice velikosti buněk a těla	23
6.1 Vztah teploty a genomu	23
6.2 Ploidie, metabolismus, teplota	24
Závěr	26
Použitá literatura	27

ÚVOD

Každý z nás si jistě všiml určitých rozdílů ve velikosti těla napříč taxony. Velikostní rozpětí živých organismů od nejmenších mikroorganismů po plejtváka obrovského dosahuje rozdílu 21 řádů (10^{-13} – 10^8 gramu) (Schmidt – Nielsen 1984). Již pouze to, že živočich má určitou velikost, má dalekosáhlé důsledky pro strukturu a funkci jeho těla. Velikost těla však neovlivňuje pouze morfologické a fyziologické vlastnosti živočichů, ale i mnoho ekologických, behaviorálních a „life-history“ znaků (např. Brown et al. 2004; Sibly a Brown 2006), často těsně spjatých s jejich zdatností a životaschopností.

Výrazné rozdíly ve velikosti těla vidíme nejen mezi různými živočichy, ale také v rámci jednotlivých linií. Jako příklad velikostních rozdílů těla lze uvést varany. Varani jsou skupina morfologicky velmi uniformních ještěřů, ale pokud se podíváme na hmotnost těla, liší se mezi sebou jednotlivé druhy v rozpětí téměř 5 řádů, což je velikostní rozpětí ne nepodobné tomu pozorovanému mezi savci od rejska po slona (Pianka 1995). Jaký mechanismus stojí za změnami ve velikosti těla? Základními stavebními jednotkami organismů jsou buňky. Když tedy sestoupíme na buněčnou úroveň, je jasné, že velikost těla je možné měnit změnou počtu buněk, změnou velikosti buněk nebo kombinací velikosti a počtu buněk (Stevenson et al. 1995; Starostová et al. 2005; Obr. 1).



Obrázek 1: Teoretické možnosti změny ve velikosti těla na buněčné úrovni – změna počtu buněk, změna velikosti a počtu buněk, změna jen velikosti buněk. Obrázek varana převzat z <http://www.deviantart.com/tag/panoptes>

Rozdíly ve velikosti těla existují nejen mezi druhy, ale jak ví každý, kdo někdy pozoroval rostoucího psa, kočku, rybičky nebo sourozence, i uvnitř druhu. Variabilita ve velikosti těla a potažmo i buněk je také spojena s prostředím, ve kterém daný živočich žije. Příkladem může být život ve vodě a na souši. Rozdíly ve viskozitě a hustotě atmosféry na souši a vody např. v mořích může vysvětlit rozdíly ve velikostech mezi vodními a suchozemskými živočichy (Verberk a Atkinson 2013).

1. REGULACE VELIKOSTI TĚLA, VÝZNAM VELIKOSTI A POČTU BUNĚK U ŽIVOČICHŮ

Už v 17. století popsal Robert Hooke něco jako „cellula“ v prostorách korku. S rozvíjející se technikou mikroskopování a barvení částí těl, přišli v 19. století pánové M. Schleiden a T. Schwann s buněčnou teorií. Lze ji shrnout do několika bodů: všechno živé je tvořeno buňkami a produkty z nich, z chemického hlediska si jsou buňky podobné, vznik nových buněk je výhradně dělením a vše co organismy vytvoří je výsledkem buněk a spoluprací mezi nimi (Turner 1890).

Velikost buněk a celého těla je pod vlivem nejrůznějších ekologických faktorů (Arendt 2007). Existují určité rozdíly ve velikostech i počtech buněk, kterými lze dosáhnout požadované konečné velikosti těla (např. Hafen a Stocker 2003; Lloyd 2013). Buňky potřebují buněčnou velikostní kontrolu a existence takových kontrolních bodů může být závislá na typu buňky (Hafen a Stocker 2003). Například u hmyzu je velikost těla řízena dvěma hormony – inzulinem a ekdyzonem, které působí společně tak, že řídí buněčný růst a buněčné dělení (Nijhout a Callier 2015).

Máme – li pochopit regulaci velikosti těla, musíme mít na paměti význam mechanismů na buněčné úrovni (např. Stevenson et al. 1995). Dle jedné z teorií vysvětlující vztah mezi velikostí těla a intenzitou metabolismu - asi nejstudovanější a nejdiskutovanější alometrický vztah vůbec (např. Savage et al. 2004) - hrají buňky zcela zásadní roli (např. Kozłowski et al. 2003).

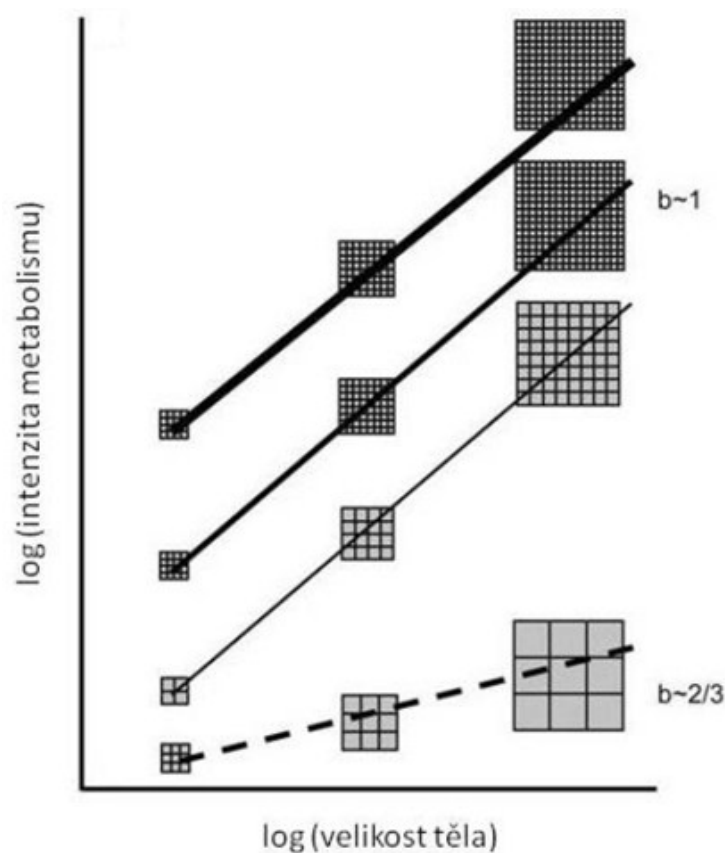
1.1 ROLE VELIKOSTI BUNĚK VE ZMĚNÁCH ŠKÁLOVÁNÍ METABOLISMU

Nezákladnějším předpokladem každého živého organismu je metabolismus. Velice dlouho se vedou diskuze o tom, jak se intenzita metabolismu mění s velikostí těla – některé práce předpokládají univerzální hodnotu exponentu $3/4$ (např. West et al. 1997). Jednou z nejpropracovanějších alternativ k hypotéze o $3/4$ je teorie Kozlowského et al. (2003). Tato teorie říká, že metabolismus nemusí růst s jedním univerzálním exponentem, ale roste s mocninami v rozmezí $2/3$ a 1 a to s ohledem na velikostní změny buněk, jakožto základních částí těl. Pokud v evoluci docházelo ke změně velikosti těla v dané linii pouze cestou změny v počtu buněk, předpokládají autoři růst metabolismu v závislosti na hmotnosti s mocninou 1 . V opačném případě – tj. pokud ke změně ve velikosti těla docházelo výhradně díky změně ve velikosti buněk – je očekáván růst metabolismu s mocninou $2/3$ odpovídající vztahu mezi povrchem a objemem trojrozměrného objektu. Při kombinaci obou mechanismů změny ve velikosti těla může intenzita metabolismu růst s hmotností s jakoukoli jinou mocninou v tomto intervalu (např. Chown et al. 2007; Obr. 2).

Teorii buněčného metabolismu lze aplikovat i na vnitrodruhové škálování a ontogenetický růst. Intenzita metabolismu by se měla zvyšovat lineárně s tělesnou hmotností u druhů, kde se v průběhu ontogeneze nemění velikost erytrocytů a pomaleji než lineárně tam, kde se zvyšuje velikost s tělesnou hmotností (Starostová et al. 2013). Tato teorie má experimentálně ověřenou podporu, kdy byl přímo měřen metabolismus individuálních buněk. Po odfiltrování velikosti mají větší buňky nižší intenzitu metabolismu než buňky malé (Goniakowska-Witalinska a Witalinski 1976). Rozdíl v rychlosti metabolismu jednotlivých buněk může být zapříčiněn rozdíly v poměru mezi jejich povrchem a objemem, který je u velkých buněk menší než u buněk malých. Szarski (1983) nastínil teorii „wasteful“ a „frugal“ strategii buněk. Wasteful strategie je založena směrem k vysokému metabolismu, který je předpokladem velké mobility a velkého komplikovaného nervového systému. Proto převládá mezi skupinami zvířat, jako jsou členovci a obratlovci. Frugal strategie buněk vede k úsporám energie a materiálu, proto je mnohem častější například u ryb a obojživelníků žijících v tropických oblastech. Z tohoto důvodu jsou těla, která potřebují šetřit energií, postavena z menšího počtu větších buněk (Szarski 1983).

Metabolická teorie ekologie (např. West et al. 1997; DeLong et al. 2010) předpokládá velikosti invariance metabolicky aktivních buněk. Výsledky ukazují, že model Maciaka et al. (2011) nelze sloučit s metabolickou teorií ekologie, jelikož organismy s podobnou tělesnou

hmotností mohou mít červené krvinky v různých velikostech. Dále je třeba mít v patrnosti vazby mezi množstvím DNA, velikostí jádra, buněčným metabolismem a metabolismem celého těla (např. Kozłowski et al. 2003). Donedávna bylo poukazováno na vztah velikosti genomu a intenzity metabolismu (např. Vinogradov 1995). Fakt, že tento vztah není úplně pravdou, ukázali Starostová et al. (2009) - větší roli ve škálování metabolismu hraje spíše velikost buněk než genom. Zajímavý pohled do této problematiky a do vztahu velikosti buněk a genomu skýtají studie na polyploidních organismech (např. Maciak et al. 2011; Hermaniuk et al. 2017).



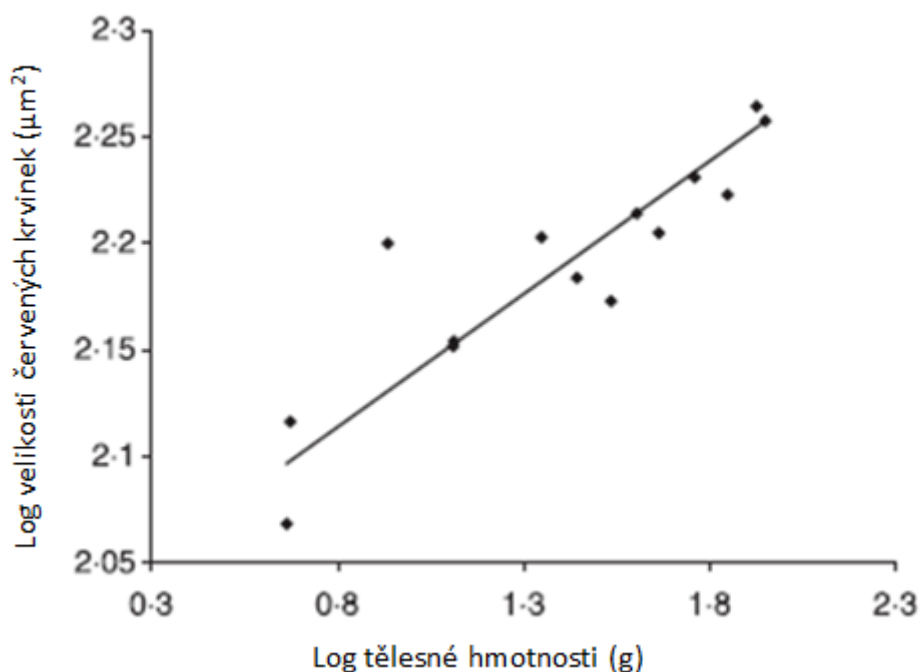
Obrázek 2: Vztah mezi intenzitou metabolismu a velikostí těla v hypotetické linii: Spodní přerušovaná čára ukazuje živočicha, který roste pouze skrze zvětšování buněk. Všechny plné linky znázorňují růst díky zvětšování počtu buněk. Rozdíl mezi přerušovanou a nejsilnější linkou je v hodnotě exponentu **b** (přerušovaná – exponent $\sim 2/3$; plná – exponent ~ 1). Převzato z Kozłowski et al. (2003).

1.2 MEZIDRUHOVÉ ROZDÍLY

I přes fakt, že velikost těla je základním znakem každého organismu, jen málo se ví o tom, jak vývojové programy produkují jednotlivce a orgány různých velikostí. Studie Moretta et al. (2015) zkoumá vztah mezi velikostí těla a velikostí epidermálních buněk u skupiny stonožek Geophilomorph. Analýza ukazuje, že neexistuje žádná obecná vazba mezi velikostí druhů a průměrem scutes (epidermální buňky mnohoúhelníkového tvaru). Je třeba poznamenat, že dva největší druhy stonožek měly nejmenší průměrnou oblast scute (Moretto et al. 2015). Opak byl zaznamenán u havajských octomilek. Výsledky naznačují, že velikost buňky může přispět 1/3 až 2/3 do změn ve velikostech těl (Stevenson et al. 1995). Na octomilkách (rod *Drosophila*) bylo prokázáno, že velikost buněk přispívá do evolučních změn v orgánech a velikostech těla. Jestliže se předpokládá vývin havajských octomilek z jednoho nebo dvou předků, tak evoluční změny ve velikosti buňky hrály podstatnou roli ve zvýšené velikosti těla. To naznačuje, že havajské octomilky nabízejí dobrou perspektivu pro pochopení toho, jak se organismy vyvíjejí do nejrůznějších velikostí (Stevenson et al. 1995). Avšak studie proběhly i na jiných organismech.

Mezidruhové rozdíly byly zaznamenány také u gekonů (Obr. 3). Velikost červených krvinek se také lišila mezi taxony. Mezidruhová korelace mezi velikostí těla a rozměrem červených krvinek byla nalezena. Za předpokladu, že velikost ostatních typů buněk v těle koreluje s velikostí červených krvinek, tak lze říci, že 15-20% změn ve velikostech těla je v důsledku změn ve velikosti buněk (Starostová et al. 2005).

Obdobně je tomu u rodu *Daphnia*, kde byly zkoumány mezidruhové rozdíly u *Daphnia magna* a *Daphnia pulex* (*D. magna* je větší než *D. pulex*) a u výzkumu Gregory et al. (2000). Ti zkoumali dva odlišné rody klanonožců - *Calanus* a *Pseudocalanus*. Výsledkem bylo, že u těchto dvou rodů je změna velikosti těla spíše výsledkem změn v objemu buněk, než v počtu buněk. Silné pozitivní allometrické vztahy mezi variacemi ve velikosti genomu a množstvím buněk nebo posílení velikosti buněk posunující mitotické dělení zapříčiňují korelace mezi velikostí genomu a velikostí těla (Gregory et al. 2000). Navíc organismy s pevným počtem buněk mohou zvyšovat svoji velikost pouze prostřednictvím změny velikosti buněk – teplotně indukované rozdíly ve velikosti těla u mnoha ektotermů mohou být jednoduše výsledkem vlivu teploty na vývoj buněk (Van Voohries 1996), což může být částečně u členovců jako je *Daphnia* (Jalal et al. 2013).



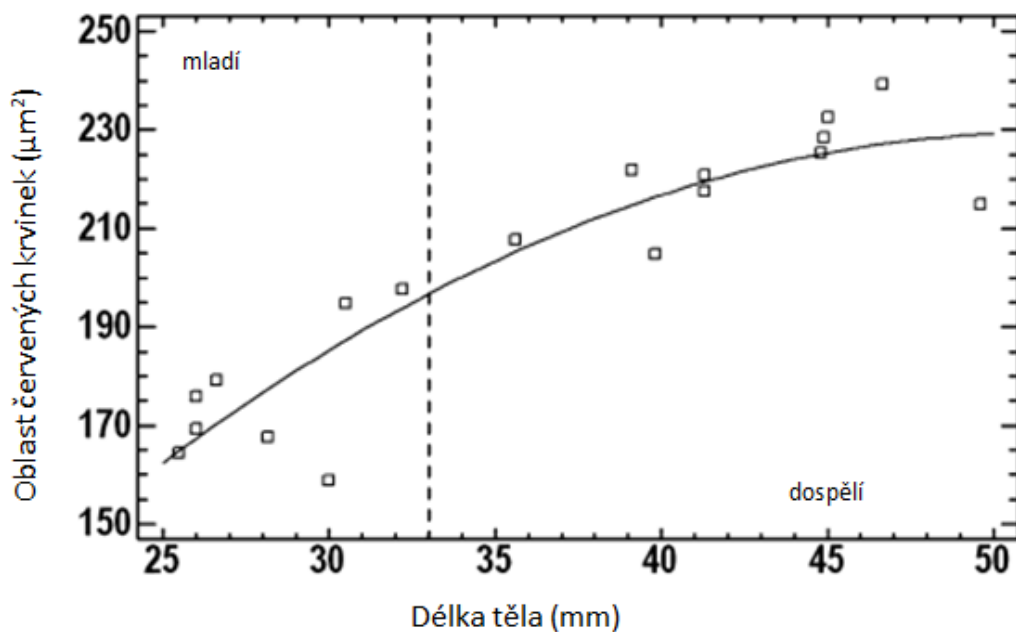
Obrázek 3: Vztah mezi velikostí těla a velikostí červených krvinek u gekonů čeledi Eublepharidae. Převzato z Starostová et al. (2005).

1.3 VNITRODRUHOVÉ ROZDÍLY

Vnitrodruhové rozdíly ve velikosti buněk byly nalezeny u žáby bezrohatky americké (*Odontophrynus americanus*). Tyto rozdíly jsou patrné u krvinek, které byly odlišně velké v larválním stadiu a v dospělém jedinci (Obr. 4). Velké larvální červené krvinky byly nahrazovány během metamorfózy menšími „dospělými“ buňkami. Existuje vysoká variabilita v buňce ve stejném vzorku organismů a některé výsledky pro mladé a dospělé formy žab vykazují překrývající se hodnoty (Grenat et al. 2009). Jedním z dalších modelů pro vnitrodruhové rozdíly ve velikosti těla jsou varani. V tomto rodu se tělesná hmotnost mění téměř o pět řádů. Varani jsou starobylou skupinou a mnoho fosílií je velmi podobných dnešním ještěřům, což je známkou konzervativnosti a stálosti v tělním plánu varanů. Je snadné tvrdit, že větší velikost znamená méně predátorů a více kořisti. Avšak dvě linie zůstaly malé. Takto velké rozdíly mezi varany nejsou dodnes vysvětleny a vzniklo několik hypotéz, které odůvodňují tyto velikostní rozdíly (Pianka 1995). U varanů se v průběhu ontogeneze velikost erytrocytů zvyšuje s velikostí těla. Byly srovnávány dva druhy varanů – *Varanus indicus* a *Varanus exanthematicus*. U *V. indicus* velikost červených krvinek pozitivně koreluje s velikostí těla, ale u *V. exanthematicus* byla velikost červených krvinek u dospělých

podstatně vyšší než u mláďat. Bylo tedy prokázáno, že velikost červených krvinek kladně souvisí s velikostí těla – čím větší varan, tím větší červené krvinky u obou druhů ještěřů (Frýdlová et al. 2012).

Neméně důležitá studie byla provedena na gekončících. V této studii byla zkoumána velikost červených krvinek u pěti druhů gekončíků z rodiny *Eublepharidae*. Prokázali, že velikost červených krvinek stoupá s tělesnou hmotností v ontogenezi u tří druhů, ale u dvou dalších tomu tak není. Ontogenetické zvýšení velikosti červených krvinek u druhů s korelací tělesné velikosti a velikosti červených krvinek během ontogeneze bylo zhruba 20% (Starostová et al. 2013). Ukazuje se, že rozdíly ve velikosti červených krvinek přispívají k rozdílům v metabolické rychlosti během ontogeneze. V průběhu ontogeneze roste rychlost metabolismu lineárně s tělesnou hmotností u druhů, kde neexistuje vztah mezi velikostí červených krvinek a hmotností – naopak neexistuje linearita škálování metabolismu u druhů s ontogenetickým zvýšením červených krvinek (Starostová et al. 2013).

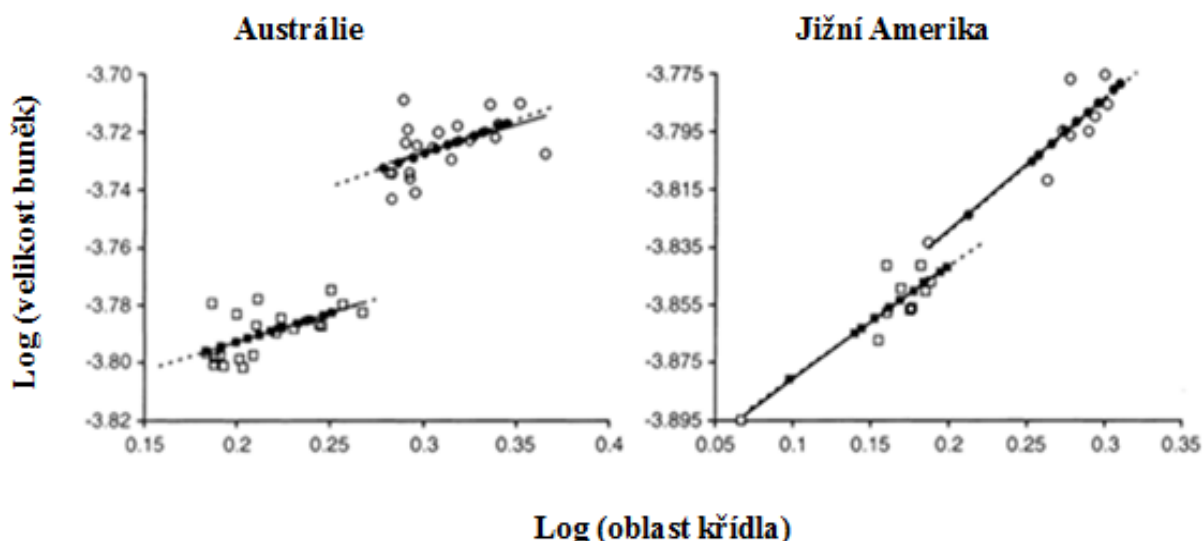


Obrázek 4: Vnitrodruhové rozdíly ve velikosti těla u *O. americanus* – červené krvinky se s rostoucí velikostí těla (dospíváním) zvětšují. Převzato z Grenat et al. (2009).

1.3a GEOGRAFICKÉ KORELACE

Některé kosmopolitní druhy, jako jsou octomilky, produkují paralelně velká křídla na různých kontinentech (Calboli et al. 2003). Jiní autoři zase předpokládají difference mezi kontinenty, které byly způsobeny počátečními rozdíly ve vzorech genetické variace pro buňku (Zwaan et al. 2000). Buněčné základy na velikost těla (velikost křídla) jsou rozdílné mezi kontinenty (např. Zwaan et al. 2000; Calboli et al. 2003). Experimentální studie octomilek na dvou kontinentech, Austrálie a Jižní Amerika, ukázaly, že velikost těla se zvyšuje s rostoucí zeměpisnou šířkou (Obr. 5). Půjdeme-li na buněčnou úroveň – v jihoamerických populacích byl příspěvek velikosti buněk do konečné velikosti křídla daleko větší, než u australských populací. V australských populacích byl hlavním buněčným činitelem, který zprostředkoval velikost křídla, počet buněk, který rostl se zvyšující se zeměpisnou šířkou. Avšak příspěvek velikosti i počtu buněk byl ve vzájemném vztahu a do finále převažující role počtu buněk na výrobu klinálních rozdílů na obou kontinentech naznačuje, že kolonizace proběhla především na jih s obecným vzorem většího počtu buněk k výrobě velkého těla/křídla (Zwaan et al. 2000).

Calboli et al. (2003) se zabývali třemi velikostmi křídel jednoho druhu octomilek (*Drosophila melanogaster*) na třech kontinentech – Evropa, Severní Amerika a Jižní Amerika. Zjistil, že severoamerická populace se liší v buněčném základu od populace jihoamerické. Pozitivní vztah našli mezi populacemi z Evropy a Jižní Ameriky. Octomilky na těchto dvou kontinentech měly základy velikosti křídla v počtu buněk, zatímco severoamerické populace byly založeny na velikosti buněk (Calboli et al. 2003). Bylo zjištěno, že endemická octomilka je z Evropy a poté kolonizovala Severní a Jižní Ameriku, kde se geneticky diferencovala (např. Brncic et al. 1981; Beckenbach a Prevosti 1986). Plocha křídla tedy pozitivně koreluje s velikostí těla, ale buněčné základy variací křídla nejsou vždy stejné (např. Zwaan et al. 2000; Calboli et al. 2003).



Obrázek 5: Log (velikost buněk) a log (oblast křídel) pro samice a samce octomilek z Austrálie a Jižní Ameriky: Kruhy jsou samice a čtverce jsou samci. Otevřené symboly jsou populační prostředky (plná čára); uzavřené symboly jsou hodnoty proměnných se šířkou (přerušovaná čára). Převzato z Zwaan et al. (2000).

1.4 NEJČASTĚJI MĚŘENÉ BUŇKY

1.4a ČERVENÉ KRVINKY

Nejvíce zkoumané buňky u obratlovců jsou červené krvinky (např. Snyder a Sheafor 1999; Grenat et al. 2009). Červené krvinky jsou poněkud zvláštní buňky – mají speciální funkci rozvodu kyslíku po těle. Vedou se spory, zda nemohou být pod jinými selekčními tlaky než ostatní buňky v těle. Proto je dobré položit otázku, jestli jsou červené krvinky dobrými ukazateli pro velikosti všech buněk. Existuje vysoká variabilita v buňce a velikosti jádra u erytrocytů - juvenilní erytrocyty bezrohatek amerických (*Odontophrynus americanus*) byly menší než erytrocyty dospělých jedinců díky rozdílům v obsahu DNA (Grenat et al. 2009). Podle Kozłowski et al. (2010) lze vztáhnout velikost erytrocytů na objem jiných buněčných typů, ale pouze u ptáků a obojživelníků (citováno podle Nitecki 1973). Funkční význam velikosti červených krvinek není zatím zcela známý. Jednou z možností je, že velké erytrocyty jsou primitivnější. To vyvrací ocasatí obojživelníci, kteří mají největší velikosti krvinek. Druhou alternativou je zvýšená kapacita afinity kyslíku na malé červené krvinky a třetí možností, která by vysvětlila význam velikosti červených krvinek, je určení velikosti průměrem kapilár (Snyder a Sheafor 1999). Problém je, že jen malé množství studií se

pokusilo provést širší výzkum velikosti červených krvinek. Proto funkční význam zůstává stále neobjasněn.

1.4b EPIDERMÁLNÍ BUŇKY

Další studie probíhají na epidermálních buňkách - nejčastěji z oblasti křídla, jedná-li se o octomilky (rod *Drosophila*). Každá buňka na křídle vylučuje kutikulární trichomy. Trichomy se následně ručně spočítají a vytvoří se průměrný počet na danou plochu, kterou měříme (Azevedo et al. 2001).

1.4c MĚŘENÍ OMMATIDIÍ

Komplexní oko hmyzu se skládá z jednotlivých ommatidií. Ommatidia jsou natolik zvláštní, že se liší mezi sebou v jednom oku, mezi jednotlivci i mezi druhy. Metoda měření ommatidií zahrnuje přípravu očních otisků pomocí laku na nehty. Průměrná plocha ommatidia se následně vypočítá jako celková plocha vydělená počtem ommatidií (Schramm et al. 2015). Bylo prokázáno, že se u octomilek zvětšuje velikost očí (ommatidií) bez významné změny počtu buněk (Azevedo et al. 2002). Novější studie srovnávají buňky křídla, oka a basitarsu. Porovnání těchto tří orgánů ukazuje, že velikost buněk se systematicky zvyšuje s velikostí orgánu. Evoluční změny ve velikosti buněk hrají významnou roli při zvýšení velikosti těla u tohoto hmyzu (Stevenson et al. 1995).

2. HLAVNÍ FAKTORY ZMĚN VELIKOSTI TĚLA

Dospělý jedinec má za úkol udržet velikost těla a to velikostí nebo počtem buněk. Udržení kontroly probíhá na vnitrobuněčné úrovni systémovým dodáváním živin (Lloyd 2013). Rozdíly ve velikosti zvířete jsou determinovány genetickou výbavou a spíše odráží změny počtu buněk než změny velikosti buněk (Conlon a Raff 1999). Genetickou predispozici mohou narušit faktory prostředí, jako je teplota (např. De Moed et al. 1997; Goodman et al. 2013) nebo koncentrace kyslíku (např. Peck a Maddrell 2005; Heinrich et al. 2011). Každopádně buňka má své limity. Minimální limit je dán životaschopností nebo způsobilostí vstoupit do buněčného cyklu. K tomu je zapotřebí určitých buněčných komponent (Lloyd 2013). S velikostí těla a buňkami také souvisí miniaturizace neboli vývoj menších velikostí těl. Některé miniaturizace mohou být ukazatelem maximálního možného zmenšení, pod kterým by organismus již nemohl existovat. Komplikovaný vztah mezi

genomem a metabolismem zapříčiňuje u druhů s podobnými fyzickými velikostmi diametrálně odlišné genomy a velikosti buněk (Hanken a Wake 1993), které ovlivňují morfogenezi, růst a vzhled dospělců. Buňka má také svojí maximální velikost a zdá se, že omezujícím faktorem je ploidie buněk (Lee et al. 2009). Je pochopitelné, že tyto faktory nepůsobí na buňky samostatně, ale účinky se spojují a ovlivňují konečný výsledek společně a změny ve velikosti buňky jsou neodmyslitelně spojeny s metabolismem (např. Savage et al. 2007; Hermaniuk et al. 2016).

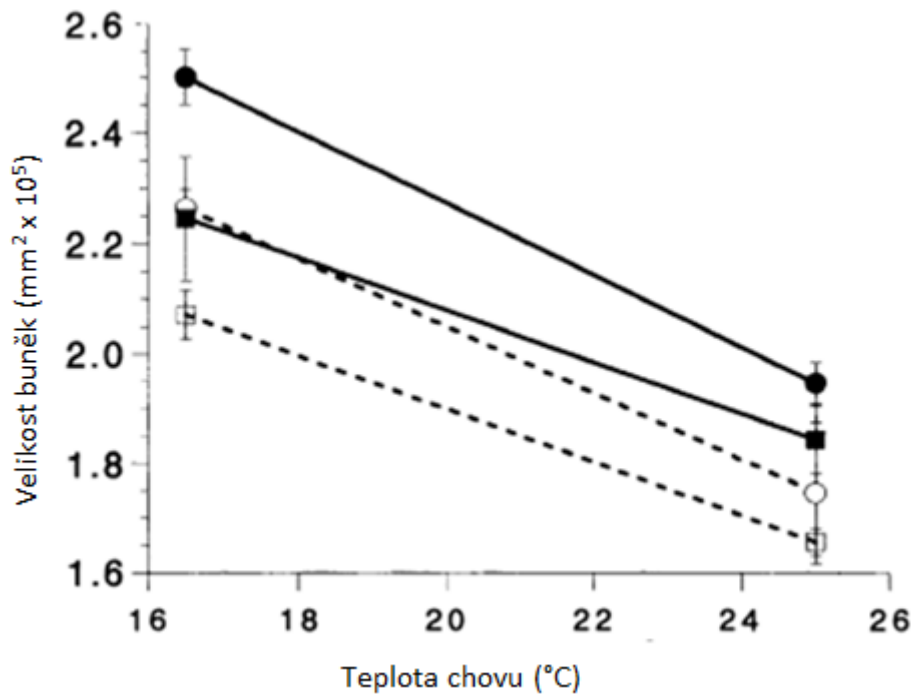
V následujících kapitolách se pokusím shrnout informace o tom, jak změny ve velikosti a počtu buněk ovlivňují velikost těla živočichů na mezidruhové i vnitrodruhové úrovni, ale i to, jak je možné velikost buněk a potažmo velikost těla ovlivňovat.

3. TEPLOTA

Nejvíce zkoumaným faktorem, který ovlivňuje velikost buněk a následně celého těla je teplota (např. Van Voohries 1996; Azevedo et al. 2002; Adrian et al. 2016). Nejběžněji se pokusy provádí na octomilkách (rod *Drosophila*) a to především na oblasti křídla (např. De Moed et al. 1997; Adrian et al. 2016). Většina ektotermů chovaných při nízkých teplotách vykazuje zvýšenou tělesnou velikost v dospělosti. Obecně lze říci, že až 80% experimentálních studií vykazuje inverzní vztah mezi teplotou odchovu a velikostí dospělého jedince (Azevedo et al. 2002). Jako příklad může posloužit výzkum Frenche et al. (1998), kdy octomilky kladly vajíčka při teplotě 25 °C a následně vylíhlí jedinci byli chováni při teplotě 16,5 °C a 29 °C. Octomilky z nižší teploty byly v průměru o 23% větší. Na totéž přišli také Adrian et al. (2016). V tomto experimentu byly octomilky chované v 16 °C o 4-6% větší než octomilky z 25 °C odchovu.

Průběh změn na buněčné úrovni při nižších teplotách probíhá změnou počtu buněk nebo velikosti buněk. Tuto jasno predikci zkoumali Partridge et al. (1993), kteří hledali změny v délce hrudníku a ploše křídla v závislosti na teplotě. Jejich výsledky se opírají o experiment octomilek chovaných při teplotě 25 °C a 16,5 °C po dobu pěti let. Octomilky z nižších teplot byly v průměru o 12,2% větší než ty z teplot vyšších (Obr. 6). Vývoj při teplotě 25 °C zapříčinil menší velikost buněk jak v oblasti křídla, tak v měřené oblasti hrudníku. Počet buněk také klesnul u chovu v 16,5 °C – rozdíl nebyl tak výrazný. Na totéž přišli i v další studii. V experimentu zjistili, že pokles teploty při chovu octomilek zvyšuje velikost křídel,

nohou i očí účinkem na velikost epidermálních buněk, bez významných změn v počtu buněk (Azevedo et al. 2002).



Obrázek 6: Vztah teploty chovu a velikosti buněk. Vidíme, že se zvyšující se teplotou klesá velikost buněk. Kruhy jsou samice, čtverce jsou samci. Převzato z Partridge et al. (1993).

Již víme, že vyšší teploty exprimují menší tělesné rozměry než teploty nižší (např. Partridge et al. 1993; Zwaan et al. 2000). Jestliže experiment proběhne u teplot, které kolísaly – celková velikost těla bude menší – analog vyšších teplot (Czarnoleszki et al. 2015). Octomilky při kolísavých teplotách (16 – 25°C) byly nejmenší. Jejich konečná velikost křídla byla o 2-3% nižší než u stálých teplot. Buněčná odezva na vysoké nebo kolísavé teploty je formou menších buněk, protože se předpokládá vyšší metabolická aktivita díky větší ploše buněk (Adrian et al. 2016). V laboratoři rozdíl teplot činil 9-10°C (Czarnoleszki et al. 2015). Rozdíl v teplotách je velký, ale jiné studie uvádí, že teplotní rozdíl v habitatech vodních živočichů exprimujících různě velká těla je až o 11°C (Morey et al. 2004). U faktoru teploty lze předpokládat i rozdíly mezi pohlavími. Podle Azevedo et al. (2002) byly samice větší o 20% než samci při chovu v nižších teplotách.

Teplota se mění v určitých intervalech. Toto kolísání teplot představuje denní stres životního prostředí, na který živočichové musí nějak reagovat (Feder et al. 1997). Jestliže

změna teploty probíhá v kratších intervalech, organismy reagují rychlejším vývinem a mají menší buňky. Přesto nelze tento vývin popsat stejně pro všechny buňky. Prováděný pokus definoval rychlejší vývin a menší buňky jen pro epidermis, ale nenalezl žádné teplotní ovlivnění. Výsledky naznačují kumulativní účinky na buňky (Czarnoleszki et al. 2015).

Zajímavou otázkou zůstává kontrola růstu v závislosti na teplotě. Ukázalo se, že manipulace vnitrobuněčnou kinázou z inzulínového receptoru (Dlnr) může vést ke zvýšení nebo snížení velikosti orgánu, a to prostřednictvím vlivu na velikost i počet buněk (Leevers et al. 1996). Inzulínová signální dráha zůstává otevřenou myšlenkou pro regulaci růstu v závislosti na faktorech prostředí (Oldham et al. 2000).

3.1 BERGMANNOVO PRAVIDLO

Obecně platí, že endotermické organismy rostou při nižších teplotách a vyšších zeměpisných šířkách do větších velikostí těla. Toto vyslovil v 19. století Christian Bergmann. Byla navržena hypotéza, že velikost buněk u ektotermních živočichů vyvíjejících se za nižších teplot je větší, než je tomu u živočichů z vyšších teplot (Van Voorhies 1996). Tuto predikci potvrzují i jiné studie (např. Partridge et al. 1993; Stevenson et al. 1995).

Zkoumáním organismu *Scathophaga stercoraria* (výkalnice hnojní) bylo ukázáno, že Bergmannovo pravidlo platí pro tento hmyz. Totéž ukázali také Blanckenhorn a Hellriegel (2002) u spermií výkalnice hnojní. Zjistili, že délka spermií roste s teplotou. Podobná experimentální studie uvnitř druhu *Clemys guttata* (želva tečkovaná), kdy želvy pocházely ze zeměpisných šířek 45°- 28°N, prokázala významný pozitivní vztah mezi velikostí těla a zeměpisnou šířkou. Pravdou ale zůstává, že experiment u želv neprokázal kontinuální zvětšení těla směrem od rovníku – nejmenší želvy byly nalezeny okolo 39°N. Tuto zvláštnost vysvětlil možnou existencí přechodné zóny mezi nejjihnějšími a nejsevernějšími populacemi. Na buněčné úrovni neexistuje významný vztah mezi maximální nebo minimální teplotou a velikostí buněk, ale byl zaznamenán lineární vztah mezi velikostí buněk a zeměpisnou šířkou. (Litzgus et al. 2004).

Buněčný základ je nejspíše ve velikosti buněk s pomocí množství buněk (např. Calboli et al. 2003). Avšak data jsou velice rozporuplná. Hypotéza předpokládá, že velikost buněk se zvýší se zeměpisnou šířkou. Větší velikost buněk při nižších teplotách může být nezávislá na zvýšení velikosti těla a tak velikost buněk nevysvětluje Bergmannovo pravidlo (Litzgus et al. 2004). Podobné výsledky byly nalezeny u cvrčků *Allonemobius fasciatus* – chladnější teploty

způsobily větší velikost buněk křídla, ale menší cvrčky, což vedlo k negativnímu vztahu mezi velikostí buněk a celkovou velikostí těla (Mousseau 2000).

Rozšířením Bergmannova pravidla je tzv. „Temperature size rule“ (TSR), které bylo formulováno pro popis plastické reakce na vývojovou teplotu pozorovanou u mnoha ektotermních živočichů. Za příznivých podmínek by organismy měly růst co nejvíce, protože potřebují maximalizovat svoji fyzickou kondici – plodnost je obvykle spojena s tělesnou hmotností (např. Walczynska et al. 2015; Hermaniuk et al. 2017). Buněčný mechanismus TSR byl zkoumán na vířnicích *Lecane inermis*. Velikost vířníků vzrostla s vyšší teplotou a to samé platilo pro velikost buněčných jader. Jádra byla větší při přechodu na nižší teplotu a naopak. Je tedy pravdou, že úpravy velikosti těla probíhají přes manipulaci velikosti jader a tedy i buňky (Walczynska et al. 2015).

Avšak jen u některých druhů je TSR spojena se změnami velikosti buněk (Blanckenhorn a Llaurens 2005). Jedním z možných zdrojů variability TSR mezi druhy může být množství potravy. Nicméně, TSR je řízena citlivostí na teplotu během vývoje a důležitá je také délka vegetačního období. Další testování mechanismů TSR bude nejspíš zahrnovat mikroklimatické podmínky (Walczynska et al. 2015).

Nicméně, existují silné empirické důkazy vyvracející Bergmannovo pravidlo (Mousseau 1997). Bergmannovo pravidlo je platné pro endotermní živočichy, o tom není pochyb. Mnoho ektotermických organismů vykazuje variabilitu velikosti těla, která je označována jako opačné Bergmannovo pravidlo (Masaki 1967). Ve studii - 10 populací cvrčků chovaných v laboratoři vykazovalo stejně podobný vzorec variability velikosti těla jako cvrčci z terénu. (Mousseau a Roff 1989). Orr (1996) také zjistil, že cvrčci byli v podstatě menší s rostoucí zeměpisnou šířkou. Další pozorování - ještěři *Anolis carolinensis* - větší anolisové jsou v jižnějších a teplejších krajinách (Goodman et al. 2013). Tato pozorování podporují myšlenku, že ektotermní živočichové sledují spíše opačné Bergmannovo pravidlo a naznačují vysoký stupeň genetického determinismu. Ve skutečnosti není moc důvodů, proč by ektotermové měly vykazovat korelaci s Bergmannovým pravidlem (Mousseau 1997).

3.2 TEPLOTA A NADMOŘSKÁ VÝŠKA

Nedávno objevená populace octomilky (*Drosophila melanogaster*) v Etiopii v nadmořské výšce 3070 m je největší známou na světě. (Lack et al. 2016). U octomilek je obecně pozorován vývoj ve velké nadmořské výšce a ve vyšší zeměpisné šířce odrazem snížených teplot (např. Atkinson 1994; Partridge et al. 1994). Jedno z vysvětlení naznačuje, že teplejší prostředí podporuje rychlejší vývoj a nižší teploty zpřičinují delší vývoj a větší velikosti těla (Partridge a French 1996). Lack et al. (2016) zkoumali velikost křídla i buněčný základ této velikosti u etiopských octomilek. Nejprve zkoušel, zda velikost těla může vyplynout z larválního vývoje. Zjistili, že etiopské populace octomilek produkují velká vejce, ze kterých se líhnou velké etiopské octomilky. Zajímavé je, že tyto vejce produkují v menším počtu, což naznačuje jistou životní strategii pro tak vysoké nadmořské výšky. (Lack et al. 2016). Jak u této, tak i u jiných populací byla zjištěna plasticita ve velikosti hrudníku a křídla v závislosti na teplotě (např. Partridge et al. 1993; Czarnoleszki et al. 2015). Avšak nepodařilo se odhalit důležitý rozdíl ve vývoji mezi etiopskými populacemi a nížinnými populacemi octomilek – obě populace se vyvíjí stejně rychle (Lack et al. 2016).

V kontextu plasticity je rozdílnost ve velikosti křídla při teplotních experimentech řízena velikostí buněk (Partridge a French 1996). Na různých kontinentech byla variace ve velikosti křídla výsledkem velikosti buněk i počtu buněk (Calboli et al. 2003). U etiopských octomilek byla proliferace buněk silným přispěvatelem ve vývoji velikosti křídla, ale ostatní části těla (například hrudník) zahrnovaly změny ve velikosti buněk (Lack et al. 2016). Možný mechanismus byl nedávno popsán Jalalem et al. (2015). Modifikovaná inzulínová dráha může inhibovat přechod mezi fázemi buněčného cyklu a tak zvyšovat velikost křídla. Nicméně tato inzulínová dráha není jediným mechanismem ke zvětšení křídla/těla a je třeba mít na paměti, že inzulínová signalizace jde ruku v ruce s dalšími faktory podporující variace ve velikosti těla (např. Arendt a Hoang 2005; Heinrich et al. 2011).

4. KYSLÍK

Dalším environmentálním faktorem působícím na velikost buněk a následně na velikost těla je koncentrace kyslíku v atmosféře nebo ve vodě (např. Klok a Harrison 2013; Verberk a Atkinson 2013). Podle několika studií, které byly prováděny na octomilkách, se ukázalo, že snížení koncentrace kyslíku (hypoxie) vede velmi často k menší konečné velikosti živočicha

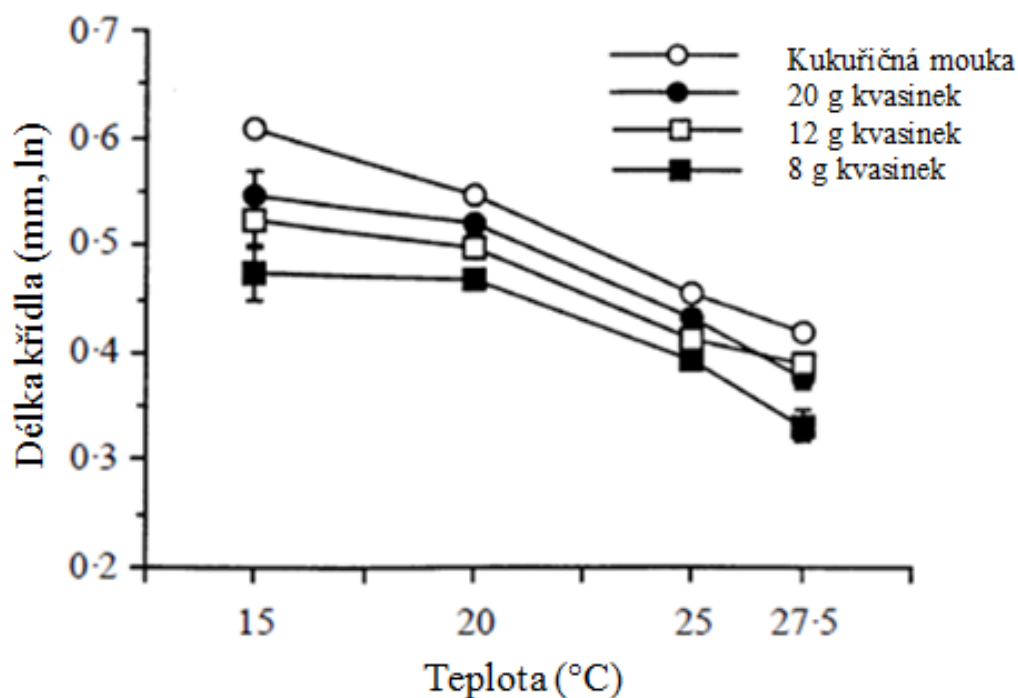
(např. Peck a Meddrell 2005, Heinrich et al. 2011). Ukázalo se, že vystavení organismu hypoxii během kteréhokoliv vývojového stadia vede k menší velikosti těla. Vystavení těla hypoxii směřuje ke snížené rychlosti růstu a tak prodlužuje dobu vývoje (Heinrich et al. 2011). Mechanismy jsou nejasné, ačkoliv nejvíce prostudovaná je HIF. HIF blokuje například schopnost inzulínu stimulovat syntézu proteinů, jako je komplex cyklinu D a cyklin-dependentní proteinkinázy 4, které stimulují buněčný růst. Co se buněk týká, hypoxie snižuje velikost buněk v křídle u octomilek (Heinrich et al. 2011).

Peck a Meddrell (2005) při experimentu chovali octomilky při 15%; 10% a 7,5% koncentraci kyslíku. Hmotnost octomilek lineárně klesla jak u sameců, tak u samic a velikost i počet buněk se díky nedostatku kyslíku snížil. Faktor kyslíku spojili s faktorem teploty - při teplotách mezi 15°C a 31,5°C změna koncentrace kyslíku silně ovlivňuje velikost octomilek. Přejdou-li octomilky od hypoxie k hyperoxii (nadbytek kyslíku), hmotnost a tempo růstu dramaticky stoupne a to spíše při vyšších teplotách. Vysvětlením je, že vyšší teploty výrazněji zvyšují metabolickou spotřebu kyslíku vzhledem k množství koncentrace volně přístupného kyslíku. Rozdíly ve velikosti těla v závislosti na kyslíku nejsou rozdílné mezi pohlavími – octomilky při 7,5% O₂ měly zhruba 60% hmotnosti octomilek, chovaných při normoxii (běžná koncentrace kyslíku 21%); (Peck a Meddrell 2005). Heinrich et al. (2011) ukázali rozpor s Peck a Meddrell (2005), kteří tvrdili, že pouze během ontogeneze se vytvoří malí dospělci. Opakováním pokusu, kdy octomilky přešly z hypoxie do normoxie během fáze kukly – výsledkem byli malí dospělci. V obráceném pokusu přešly mouchy z normoxie na hypoxii ve fázi kukly a octomilky nakonec byly podobné mouchám z normoxie. Hypoxie produkuje menší velikosti těla snížením velikosti buněk - mohou být alespoň dva nezávislé mechanismy, kterými hypoxie snižuje velikost dospělých jedinců. Hypoxické účinky na velikost i počet buněk v křídle závisí na vývojové etapě – například octomilky ve stálé hypoxii nebo v nízké koncentraci kyslíku během fáze kukly měly menší buňky (Heinrich et al. 2011). Je pravděpodobné, že kyslík má silný vliv na velikosti těla živočichů během celé historie života na Zemi. V karbonu Zemi obývali obří bezobratlí, kteří v permu vymizeli – koncentrace kyslíku v atmosféře klesla z 33% na 15%, což podporuje význam kyslíku pro velikost těla (např. Verberk a Atkinson 2013).

5. VÝŽIVA

Chronická podvýživa může vést ke snížení velikosti dospělého jedince. V reakci na špatnou larvální výživu studovali Vijedravarma et al. (2011) velikosti a počty epidermálních buněk octomilek. Experiment probíhal na šesti populacích, kterým ponechávali standardní podmínky, nebo chovali larvy octomilek na snížené koncentraci živin. Přizpůsobení se podvýživě zahrnuje rychlejší růst a menší velikost těla. Octomilky při špatné stravě byly o 40-55% lehčí a snížená tělesná hmotnost byla spojena s menšími křídly. Výsledky ukazují, že plastická odezva na kontrolních populacích ke špatné výživě larev zahrnuje snížení velikosti křídla díky menšímu počtu epidermálních buněk především u samic, ale roli hraje i velikost buněk. Přesto se nepodařilo zjistit vztah mezi snížením plochy křídla nebo velikostí a počtem buněk v závislosti na nedostatečné výživě, jelikož octomilky měly menší křídla než kontrolní populace po zavedení dospělců z podvýživy do standardní stravy (Vijedravarma et al. 2011).

V jiné studii zkoumali dostupnost zdrojů pro larvální obojživelníky a vliv tohoto faktoru na vývoj svalů. Nejčastěji se koncentrace živin pojí s teplotou. Larvální obojživelníci se často setkávají s různou teplotou prostředí a dostupností zdrojů, jelikož se žijí v různých vodních stanovištích. Manipulace s teplotami a koncentracemi živin mění rychlost růstu těla růstem buněk (Arendt a Hoang 2005). Oproti tomu kombinace nízké teploty a špatné stravy u octomilek vedla ke zvýšení velikosti i počtu buněk (De Moed et al. 1997; Obr. 7). Za optimálních podmínek jsou variace ve velikosti křídla u octomilek zejména z důvodu rozdílů v počtu buněk (James et al. 1995). Dřívější studie ukázaly, že teplota mění především velikost buněk, zatímco kvalita potravy snižuje/zvyšuje počet buněk (Partridge et al. 1994). Proto De Moed et al. (1997) navrhuje, že faktor teploty a výživy do značné míry spolupůsobí, ale mechanismus velikosti a počtu buněk vytvářející dospělého jedince zůstává určitým způsobem nezávislý na environmentálních činitelích.



Obrázek 7: Průměrná délka křídla ve vztahu k teplotě a úrovni potravy. V této studii se snižovala koncentrace kvasinek v potravě. Převzato z De Moed et al. (1997).

6. GENETICKÉ PREDISPOZICE VELIKOSTI BUNĚK A TĚLA

Bylo ukázáno, že plasticita velikosti křídla octomilky se může zvýšit pouze zvýšením plasticity velikosti buněk (De Moed 1997). Skutečnost posunů velikosti genomu jsou naprosto běžné u mnoha skupin živočichů a mohou mít vliv na velikost těla prostřednictvím vlivů na objem buněk a to naznačuje, že změny ve velikosti genomu hrají důležitou roli ve vysvětlování morfologických rozmanitostí u bezobratlých (Gregory et al. 2000).

6.1 VZTAH TEPLoty A GENOMU

Jestliže je teplota hlavním faktorem ovlivňující intenzitu metabolismu a velikost těla připisována rozdílu ve velikosti genomu, pak tyto dva faktory musí účinkovat na konečnou velikost těla spolu (Jalal et al. 2013). Kuo a Larsen (1987) zkoumali ve svém experimentu účinky miniaturního genu, shlukování buněk a vliv teploty na velikost křídel octomilky. Miniaturní buňky (**m**) měly menší povrchovou plochu oproti normálním buňkám křídla. Tyto **m** octomilky byly chovány v 15°C a 25°C společně s divokými octomilkami, které měly normální buněčnou velikost. Při teplotě 25°C byly **m** octomilky ještě menší, než známé

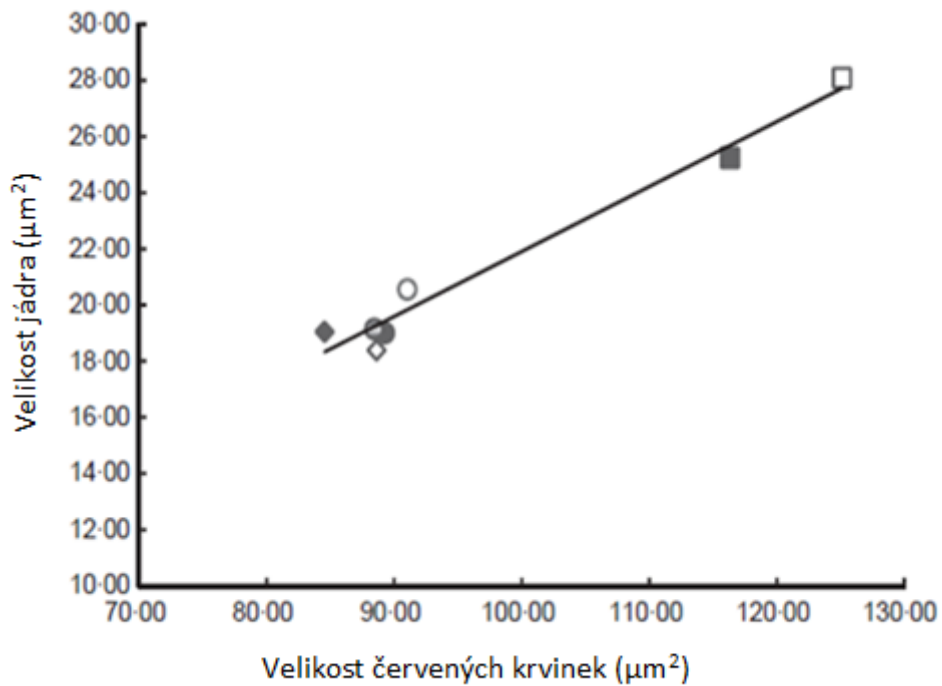
nejmenší divoké octomilky s malou hustotou buněk, ale při nižší teplotě měly **m** octomilky křídla nejsilnější s největší hustotou buněk (Kuo a Larsen 1987). Počty buněk se nelišily mezi jednotlivci. Větší tělo a buněčné jádro u rodu *Daphnia* chovaného za nižší teploty jsou způsobeny zřejmým nárůstem velikosti genomu v důsledku kondenzace DNA a toto tvrzení je v souladu se zjištěními pro jiné ektotermny (Jalal et al. 2013). Také byla zaznamenána při vývoji octomilek v laboratoři větší velikost těla při nižší teplotě, ale byla spojena s rychlejším vývojem a byla zprostředkována pouze velikostí buněk (Partridge et al. 1999). Nicméně, alely zvyšující velikost prodloužením růstu „používají“ jako zprostředkovatele množství buněk, zatímco alely mající vliv na velikost zvýšením tempa růstu tak činí prostřednictvím velikosti buněk (Vijedravarma et al. 2011).

6.2 PLOIDIE, METABOLISMUS, TEPLOTA

Je třeba mít v patrnosti vazby mezi množstvím DNA, velikostí jádra, buněčným metabolismem a metabolismem celého těla (Kozłowski et al. 2003). S kvantitou DNA je spjatá i ploidie. Podle predikce, triploidní buňky by měly být větší a tím by měl klesnout jejich metabolismus. Pro představu, obsah DNA triploidní žáby *Pelophylax esculentus* je větší o 43% v červených krvinkách, než obsah DNA diploidní žáby *Pelophylax lessonae* (Hermaniuk et al. 2016), tudíž by u *P. esculentus* měl klesnout metabolismus. Otázka ovšem zní, zda lze tento předpoklad vztáhnout na terestrické i vodní živočichy stejně, protože obojživelníci mají část svého vývoje vázanou na vodu. Podle Hermaniuk et al. (2017) byl metabolismus výrazně odlišný u diploidních a triploidních pulců (diploidní pulci měli metabolismus o 26,6% intenzivnější než triploidní pulci). U dospělých žab nebyl skoro žádný rozdíl v metabolismu mezi di- a triploidy, ale dospělci měli výrazně odlišné hmotnosti měřených orgánů – triploidi měli hmotnosti větší o zhruba 19%. Pulci, kteří byli inkubováni ve dvou teplotách – 19°C a 24°C, měli testované buňky v průměru o 38,5% větší při chladnější teplotě než buňky pulců diploidních ze stejné teploty. Navíc triploidi měli buněk méně (Hermaniuk et al. 2016). Souhrnně lze říci, že teplota vody pulců má vliv na velikost buněk – triploidní i diploidní žáby při 19°C byly z větších buněk než při teplotě 24°C (Hermaniuk et al. 2017).

U allopolyploidních ryb hybridního komplexu *Cobitis taenia* je intenzita metabolismu nepřímou úměrnou velikosti genomu a Maciak et al. (2011) prokázali pozitivní korelaci mezi velikostí buněk a velikostí genomu (Obr. 8). Buněčný základ genetických rozdílů ve velikosti

těla může být častějším mechanismem odpovědným za velikostní rozdíly těla než pouhý výběr na velikost nebo počet buněk (Vijedravarma et al. 2011).



Obrázek 8: Vztah velikosti erytrocytů a velikosti jader pro diploidní a triploidní jedince hybridního komplexu *Cobitis taenia*. Diploidní jedinci jsou označeni kruhy, interdruhovní jedinci jsou označeni diamanty a triploidní jedinci jsou označeni čtverečky. Převzato z Maciak et al. (2011).

ZÁVĚR

Velikost těla je složitá kombinace nejrůznějších faktorů. V této práci jsem se snažila shrnout v podstatě vše, co dnešní věda zná o změnách velikostí těl na buněčné úrovni v závislosti na faktorech prostředí jako je například teplota (nejvíce zkoumaná), koncentrace kyslíku a výživa. Do práce jsem zahrnula také genetickou informaci, která podle všeho ovlivňuje velikost buněk.

Největším problémem bylo vytvořit ucelený pohled na celou záležitost, jelikož výzkumy probíhají na malém celku modelových živočichů. Co se týká bezobratlých živočichů, tak modelovým organismem byla a je obvykle octomilka, u které se nejčastěji zkoumá velikost epidermálních buněk na křídle nebo velikost ommatidií složeného oka. U obratlovců vstupují do hry červené krvinky, které mají jednu základní úlohu – rozvádět kyslík. Proto se neví, zda je červená krvinka dobrý reprezentant, jelikož rozdílná velikost je mezi jedinci uvnitř taxonu i mezi taxony.

Na závěr bych ráda zdůraznila, že bude potřeba dalšího výzkumu, protože nynější data jsou vesměs pouze na octomilkách a pro pochopení role velikosti buněk ve změnách velikosti těla u živočichů je nutné mít na paměti tři základní věci: mechanismy buňky – velikost těla – faktory prostředí.

POUŽITÁ LITERATURA:

Adrian GJ; Czarnoleski M; Angilletta Jr MJ (2016) Flies evolved small bodies and cells at high or fluctuating temperatures. *Ecology and Evolution* 6, 7991-7996.

Arendt JD; Hoang L (2005) Effect of food level and rearing temperature on burst speed and muscle composition of western spadefoot toad (*Spea hammondi*). *Functional Ecology* 19, 982-7.

Arendt J (2007) Ecological correlates of body size in relation to cell size and cell number: patterns in flies, fish, fruits and foliage. *Biological Reviews* 82(2), 241-56

Atkinson D (1994) Temperature and organism size- a biological law for ectotherms?. *Advances in Ecological Research* 25, 1-58.

Azevedo R; French V; Partridge L (2002) Temperature modulates epidermal cell size in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology*. 48(2), 231-237.

Beckenbach AT; Prevosti A (1986) Colonization of North America by the European species, *Drosophila subobscura* and *D. ambigua*. *American Midland Naturalist* 115, 10-18.

Blanckenhorn W; Hellriegel B (2002) Against Bergmann's rule: fly sperm size increases with temperature. *Ecology Letters* 5, 7-10.

Blanckenhorn W; Llaurens V (2005) Effects of temperature on cell size and number in the yellow dung fly *Scathophaga stercoraria*. *Journal of Thermal Biology* 30(3), 213-219.

Brncic D; Prevosti A; Budnik M; Monclus M; Ocana J (1981) Colonization of *Drosophila subobscura* in Chile. I. First population and cytogenetic studies. *Genetica* 56, 3-9.

Brown JH; Gillooly JF; Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85, 1771-1789.

Calboli FC; Gilchrist GW; Partridge L (2003) Different cell size and cell number contribution in two newly established and one ancient body size cline of *Drosophila subobscura*. *Evolution* 57, 566-573.

Conlon I; Raff M (1999) Size control in animal development. *Cell* 96, 235-244.

Czarnoleski M; Dragosz-Kluska D; Angilletta Jr MJ; (2015) Flies develop smaller cells when temperature fluctuates more frequently. *Journal of Thermal Biology* 54, 106–110.

DeLong JP; Okie JG; Moses ME; Sibly RM; Brown JH (2010) Shifts in metabolic scaling, production, and efficiency across major evolutionary transitions of life. *PNAS* 107, 12941–12945.

DeMoed GH; DeJong G; Scharloo W (1997a) Environmental effects on body size variation in *Drosophila melanogaster* and its cellular basis. *Genetical Research* 70, 35–43.

DeMoed GH; DeJong G; Scharloo W (1997b) The phenotypic plasticity of wing size in *Drosophila melanogaster*: the cellular basis of its genetic variation. *Heredity* 79, 260–267.

Feder ME (1997) Necrotic fruit: a novel model system for thermal ecologists. *Journal of Thermal Biology* 22, 1–9.

French V; Feast M.; Partridge L (1998) Body size and cell size in *Drosophila*: the developmental response to temperature. *Journal of Insect Physiology* 44, 1081–1089.

Frýdlová P; Hnízdo J; Chylíková L; Šimková O; Cikánová V; Velenský P; Frynta D (2013) Morphological characteristics of blood cells in monitor lizards: is erythrocyte size linked to actual body size?. *Integrative Zoology* 8, 39–45.

Goniakowska-Witalinska L; Witalinski W (1976) Evidence for a correlation between the number of marginal band microtubules and the size of vertebrate erythrocytes. *Journal of Cell Science* 22, 397–401.

Goodman RM; Echternacht AC; Hall JC; Deng LD; Welch JN (2013) Influence of geography and climate on patterns of cell size and body size in the lizard *Anolis carolinensis*. *Integrative Zoology* 8, 184–196.

Gregory TR; Hebert PDN; Kolasa J (2000) Evolutionary implications of the relationship between genome size and body size in flatworms and copepods. *Heredity*, 84(2), 201–208.

Grenat PR; Bionda C; Salas NE; Martino AL (2009) Variation in erythrocyte size between juveniles and adults of *Odontophrynus americanus*. *Amphibia-Reptilia* 30, 141–145.

Hafen E; Stocker H (2003) How are the sizes of cells, organs, and bodies controlled?. *PLoS Biology* 1, 319–323.

Hanken J; Wake DB (1993) Miniaturization and body size: organismal consequences and evolutionary significance. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24, 501–519.

Heinrich E; Farzin M; Klok C; Harrison J (2011) The effect of developmental stage on the sensitivity of cell and body size to hypoxia in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Experimental Biology* 214, 1419–1427.

Hermaniuk A; Rybacki M; Taylor JRE (2016) Low temperature and polyploidy result in larger cell and body size in an ectothermic vertebrate. *Physiological and Biochemical Zoology* 89, 118–129.

Hermaniuk A; Rybacki M; Taylor, JRE (2017) Metabolic rate of diploid and triploid edible frog *Pelophylax esculentus* correlates inversely with cell size in tadpoles but not in frogs. *Physiological and Biochemical Zoology* (in press).

Chown SL; Marais E; Terblanche JS; Klok CJ; Lighton JRB (2007) Scaling of insect metabolic rate is inconsistent with the nutrient supply network model. *Functional Ecology* 21, 282–290.

Jalal M; Wojewodziec MW; Laane CMM; Hessen DO (2013) Larger *Daphnia* at lower temperature: a role for cell size and genome configuration?. *Genome* 56, 512–520.

Jalal M; Andersen T; Hessen DO (2015) Temperature and developmental responses of body and cell size in *Drosophila*; effects of polyploidy and genome configuration. *Journal of Thermal Biology* 51, 1–14.

James AC; Azevedo RBR, Partridge L (1995) Cellular basis and developmental timing in a size cline of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 140, 659–666.

Klok CJ; Harrison JF (2013) The temperature size rule in arthropods: independent of macro environmental variables but size dependent. *Integrative and Comparative Biology* 53, 557–570.

Kozłowski J; Konarzewski M; Gawelczyk AT (2003) Cell size as a link between noncoding DNA and metabolic rate scaling. *PNAS* 100, 14080–14085.

Kozłowski J; Czarnoleski M; Francois-Krassowska A; Maciak S; Pis T (2010) Cell size is positively correlated between different tissues in passerine birds and amphibians, but not necessarily in mammals. *Biology Letters* 6, 792–6.

Kuo T; Larsen E (1987) The cellular basis of wing size modification in *Drosophila*: the effects of the miniature gene, crowding and temperature. *Developmental Genetics* 8, 91-98.

Lack JB; Monette MJ; Johanning EJ; Sprengelmeyer QS; Pool JE (2016) Decanalization of wing development accompanied the evolution of large wings in high altitude *Drosophila melanogaster*. *PNAS* 113, 1014–1019.

Lee HO; Davidson JM; Duronio RJ (2009) Endoreplication: polyploidy with purpose. *Genes and Development* 23, 2461–2477.

Leevers SJ; Weinkove D; MacDougall LK; Hafen E; Waterfield MD (1996) The *Drosophila* phosphoinositide 3-kinase Dp110 promotes cell growth. *The EMBO Journal* 15, 6584–6594.

Litzgus JD; Durant SE; Mousseau TA (2004) Clinal variation in body and cell size in a widely distributed vertebrate ectotherm. *Oecologia* 140, 551–558.

Lloyd AC (2013) The regulation of cell size. *Cell* 154, 1194– 1205.

Maciak S; Janko K; Kotusz J; Choleva L; Boron A (2011) Standard metabolic rate (SMR) is inversely related to erythrocyte and genome size in allopolyploid fish of the *Cobitis taenia* hybrid complex. *Functional Ecology* 25, 1072–1078.

Masaki S (1967) Geographic variation and climatic adaptation in a field cricket (*Orthoptera: Gryllidae*). *Evolution* 21, 725-741.

Moretto M; Minelli A; Fusco G (2015) Cell size versus body size in geophilomorph centipedes. *The Science of Nature* 102, 16.

Morey S; Reznick D (2001) Effects of larval density on postmetamorphic spadefoot toads (*Spea hammondi*). *Ecology* 82, 510–522.

Mousseau TA; Roff DA (1989) Adaptation to seasonality in a cricket: Patterns of phenotypic and genotypic variation in body size and diapause expression along a cline in season length. *Evolution* 43, 1483-1496.

Mousseau TA (1997) Ectotherms follow the converse Bergmann's rule. *Evolution* 51, 630–632.

Mousseau TA (2000) Intra- and interpopulation genetic variation, explaining the past and predicting the future. Oxford University Press 219–250.

——— (1973) Rozmiary komórek kilku narządów u wybranych gatunków z rzędu *Passeriformes*. (The dimensions of cells in several organs of some species of the order *Passeriformes*) *Studia Societatis Scientiarum Torunensis* 9, 143–230.

Nijhout HF; Callier V (2015) Developmental mechanisms of body size and wing-body scaling in insects. *Annual Reviews of Entomology* 60, 141–156.

Oldham S; Böhni R; Stocker H; Brogiolo W; Hafen E (2000) Genetic control of size in *Drosophila*. *The Royal Society* 355, 945–952.

Orr MR (1996) Life-history adaptation and reproductive isolation in a grasshopper hybrid zone. *Evolution* 50, 704-716.

Partridge L; Fowler K (1993) Direct and correlated responses to selection on thorax length in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 47, 213-226.

Partridge L; Barrie B; Fowler K; French V (1994) Evolution and development of body size and cell size in *Drosophila melanogaster* in response to temperature. *Evolution* 48, 1269–1276.

Partridge L; French V (1996) Thermal evolution of ectotherm body size: why get big in the cold? Cambridge University Press 265 – 292.

Partridge L; Langelan R; Fowler K; Zwaan B; French V (1999) Correlated responses to selection on body size in *Drosophila melanogaster*. *Genetical Research* 74, 43–54.

Peck LS; Maddrell SHP (2005) Limitation of size by hypoxia in the fruit fly *Drosophila melanogaster*. *Journal of Experimental Zoology* 303, 968–975.

Pianka ER (1995) Evolution of body size: Varanid lizards as a model system. *The American Naturalist* 146, 398–414.

Savage VM; Gillooly JF; Brown JH; West GB; Charnov EL (2004a) Effects of body size and temperature on population growth. *American Naturalist* 163, 429–441.

Savage VM; Allen AP; Brown JH; Gillooly JF; Herman AB; Woodruff WH; West GB (2007) PNAS 104, 4718–4723.

Schmidt-Nielsen K (1984) *Scaling: Why Is Animal Size So Important?*. Cambridge University Press.

Schramm BW; Gudowska A; Kapustka F; Labecka AM; Czarnoleski M; Kozłowski J (2015) Automated measurement of ommatidia in the compound eyes of beetles. *BioTechniques* 59, 99–101

Sibly RM; Brown JH(2006) Life-history evolution under a production constraint PNAS 103, 17595–17599.

Snyder GK; Sheafor BA (1999) Red blood cells: centerpiece in the evolution of the vertebrate circulatory system. *Integrative and Comparative Biology* 39, 189–198.

Starostová Z; Kratochvíl L; Frynta D (2005) Dwarf and giant geckos from the cellular perspective: the bigger the animal, the bigger its erythrocytes?. *Functional Ecology* 19, 744–9.

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

Starostová Z; Konarzewski M; Kozłowski J; Kratochvíl L (2013) Ontogeny of metabolic rate and red blood cell size in eyelid geckos: species follow different paths. *PLoS ONE* 8.

Stevenson RD; Hill MF; Bryant PJ (1995) Organ and cell allometry in Hawaiian *Drosophila*: how to make a big fly. *The Royal Society* 259, 105–110.

Szarski H (1983) Cell-size and the concept of wasteful and frugal evolutionary strategies. *Journal of Theoretical Biology* 105, 201–209.

Turner W. (1890) The Cell Theory, Past and Present. *Journal of Anatomy and Physiology* 24, 253–287

Van Voorhies WA (1996) Bergmann size clines: a simple explanation for their occurrence in ectotherms. *Evolution*, 50(3), 1259–1264.

Verberk WCEP; Atkinson D (2013) Why polar gigantism and Palaeozoic gigantism are not equivalent: effects of oxygen and temperature on the body size of ectotherms. *Functional Ecology* 27,1275–1285.

Vijendravarma RK; Narasimha S; Kawecki TJ (2011) Plastic and evolutionary responses of cell size and number to larval malnutrition in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Evolutionary Biology* 24, 897–903.

Vinogradov AE (1995) Nucleotypic effect in homeotherms: body-mass-corrected basal metabolic rate of mammals is related to genome size. *Evolution* 49, 1249–1259.

Walczynska A; Labecka AM; Sobczyk M; Czarnoleski M; Kozlowski J (2015) The temperature-size rule in *Lecane inermis* (*Rotifera*) is adaptive and driven by nuclei size adjustment to temperature and oxygen concentrations. *Journal of Thermal Biology* 54, 78-85

West GB; Brown JH; Enquist BJ (1997) A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* 276, 122–126.

Zwaan BJ; Azevedo RBR; James AC; Van't Land J; Partridge L (2000) Cellular basis of wing size variation in *Drosophila melanogaster*: a comparison of latitudinal clines on two continents. *Heredity* 84, 338–347.