

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Ekologie



Studijní obor: Terestrická ekologie

Bc. Jakub Houška

Latitudinální proměna ideálního stromu podle metabolické teorie
Latitudinal variability of an ideal tree according to the metabolic theory

Diplomová práce

Vedoucí práce: Mgr. Irena Šimová Ph.D.

Konzultant: Mgr. Arnošt L. Šizling Ph.D.

Praha 2024

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, 12.12.2024

.....

Jakub Houška

Poděkování

Rád bych poděkoval své skvělé paní školitelce Mgr. Ireně Šimové Ph.D. a svému skvělému konzultantovi RNDr. Mgr. Arnoštu L. Šizlingovi Ph.D. za cenné rady, připomínky, zkušenosti, nesmírný čas a velmi velkou ochotu a trpělivost, které mi během zpracovávání mé závěrečné práce věnovali. Velmi děkuji doc. Petru Pokornému, Ph.D. a Arnoštu Leoši Šizlingovi za poskytnutá data. Srdečně děkuji prof. RNDr. Tomáši Herbenovi, CSc a RNDr. Jiřímu Hadravovi, Ph.D za neocenitelnou pomoc s analýzou dat. Nezměrný dík patří mé rodině a všem přátelům, kteří mi byli po čas práce oporou a pomocí i dobrými čtenáři. Moc děkuji také svým studijním konzultantům Romanu Žižlavskému a Oliveru Borárošovi. A největší dík adresuji Nejsvětější Trojici, Panně Marii, sv. Josefovi a sv. Josefovi Kopertinskému, patronovi studentů, a sv. Františkovi z Assisi, patronovi ekologie.

Abstrakt

Dokážeme z průměru stromu na základě dostupných alometrických modelů odvodit jeho výšku či biomasu jeho listoví? A jaký vliv má na tyto vztahy prostředí, ve kterém strom roste? Existuje „ideální strom“? Těmto a podobným otázkám jsem se věnoval při zkoumání 75 jedinců *Betula spp.* na 25 lokalitách rozestých na latitudinálním gradientu (převážně ve Švédsku). Mnoho prací věnujících se snaze o odpovědi na zmíněné otázky uvažuje v myšlenkovém rámci metabolické teorie. Škálovací modely postulují pro vztah mezi průměrem a výškou stromu škálovací koeficient (sklon regresní přímky na log-log škále) $\beta = 2/3$, jiné $\beta = 2$ až 3. Pro vztah mezi průměrem a biomasou listoví stromu nacházíme v literatuře $\beta = 2$. Testoval jsem, zda tyto modely opravdu jsou validní, a to i ve vztahu k prostředí, ve kterém stromy rostou. Teoretické hodnoty škálovacích koeficientů se mi nepodařilo potvrdit. Škálovací vztah týkající se výšky stromu se ukázal na prostředí být citlivější než škálovací vztah týkající se biomasy listoví. A objevil jsem, že škálovací koeficient je zřejmě závislý na výšce měření průměru stromu. Moje práce tedy zdůrazňuje variabilitu alometrie u stromů a nabízí směr pro její další výzkum.

Klíčová slova

stromy, metabolická teorie biodiversity, škálování

Abstract

Based on relevant allometric models can we predict a height of a tree or standing leaf biomass of the tree from a diameter of the tree? How does environment surrounding the tree influence such relationships? Does an „ideal tree“ exist? I have been exploring these and also other questions using 75 *Betula spp.* trees on 25 sites of a latitudinal gradient (mostly in Sweden). There is a lot of studies trying to adress similar questions by working in a framework of metabolic theory of ecology. Considering diameter-height relationship scaling models predict a scaling coefficient (slope of a regression line on log-log scale) $\beta = 2/3$, others $\beta = 2$ to 3. For diameter-standing leaf biomass relationship I found in literature $\beta = 2$. I have tested whether these models are valid even in their relationship to the tree environment. I have not confirmed the theoretical values of scaling coefficients. I have shown that the diameter-height relationship is more sensitive to environmental impact than the diameter-standing leaf biomass relationship. And I found that apparently the scaling coefficient is dependent on the height of measuring of the tree diameter. My study emphasises the variability of tree allometry and offers a direction for future research.

Keywords

trees, metabolic theory of biodiversity, scaling

Obsah

1.	Úvod	1
1.1.	Hypotézy	2
1.2.	Teorie	3
1.2.1.	Teorie k hypotéze „výšky“	3
1.2.2.	Empirický výzkum hypotézy „výšky“	6
1.2.3.	Pár teoretických slov k hypotéze „aditivní intercept“	8
1.2.4.	Teorie k hypotéze „koruny“	9
1.2.5.	Empirický výzkum hypotézy „koruny“	9
2.	Metody	10
3.	Výsledky.....	13
3.1.	Charakteristiky nasbíraného souboru dat	13
3.2.	Hypotézy „výšky“	18
3.2.1.	Hypotéza „aditivní intercept“	25
3.3.	Hypotézy „koruny“	26
4.	Diskuse	31
5.	Závěr	35
	Zdroje	36

1. Úvod

Již po staletí jsou lidé fascinováni živou přírodou. Jedním z lákavých směrů bádání o ní je hledání toho, zda je ve tvaru, růstu a struktuře organismů nějaká pravidelnost odvoditelná z jednoduchých základních axiomů (způsobu matematického či fyzikálního) jinak řečeno *first principles*. Fyzika a matematika to mají s univerzálními zákony zřejmě snazší než biologie, u které se samotná živost jejího předmětu zájmu odmítá nechat spoutat do jakékoliv formule. A přesto člověka nějak neustále láká onu živou materii jednoduše a zároveň ve svém celku vystihnout (možná doufaje, že skrze porozumění prvotním principům, porozumí nakonec všemu), a tak existují teorie, jako je teorie metabolická (West et al., 1997; rozpracováno ale ještě více v dalších letech), které se o jakousi biologickou teorii „všeho“ velmi elegantně pokusily. Výzkumníci se snažili o vysvětlení známého Kleiberova zákona (Kleiber, 1932), který říká, že $P \sim M^{3/4}$, kde P je rychlost metabolismu a M hmotnost organismu. Spolupracovníci Geoffrey B. West, James H. Brown a Brian J. Enquist, ke kterým se později přidali další, odvozovali Kleiberovu rovnici z fraktální povahy rozvodných sítí v organismech, jejich snahy svůj metabolismus optimalizovat právě skrze optimalizaci matematické/geometrické struktury oněch rozvodných sítí (West et al., 1997). Vedle Kleiberova zákona postulovali mnoho dalších škálovacích vztahů, které s rychlostí metabolismu souvisejí, a svou teorii ve článcích z roku 2009 (Enquist et al., 2009a, 2009b) vztáhli i na celé komplexní živé systémy – lesy stabilní z hlediska demografického i z hlediska dostupnosti zdrojů. Celou jejich práci jakoby pronikala myšlenka, že lze z povahy, struktury, tvaru malých, ale základních částí usuzovat na povahu, strukturu, vlastnosti, tvar velkých celků, něco jako „fraktalita“, soběpodobnost na více úrovních. Skoro bychom si mohli představovat, že přírodou proniká přes všechny škály nějaká jedna opakující se *patrnost* (*pattern*). V tom je krása, elegance, jednoduchost a asi i svůdnost metabolické teorie a jejích aplikací. Práce věnované lesům byly v českém kontextu popularizovány prof. Davidem Storchem jako teorie ideálního lesa, odkud už byl kvůli mé fascinaci metabolickou teorií krůček k použití pojmu „ideální strom“. Než se však začneme zabývat samotnými „ideálními stromy“ přijměte ještě trochu obecnosti. Thomas McMahon ve svém článku *Size and Shape in Biology* (McMahon, 1973) cituje pana Thompsona a jeho slavnou knihu *On Growth and Form* (Thompson, 1917), která se věnuje něčemu jako „vědě o tvaru“. Sám McMahon pěkně píše v závěru své studie, že tato věda se ptá, jak přesně jsou organismy rozdílné a rozmanité, a zároveň podobné či stejné. To „stejné“ či „podobné“, co hledám já ve své práci, je podobnost či stabilita matematického vztahu mezi průměrem a výškou u stromů (a jak se liší tento vztah, když měříme průměr

v různých výškách) a také podobnost nebo stabilitu vztahu mezi průměrem stromu a parametry koruny stromu. Zkoumám to na modelovém systému latitudinálního gradientu *Betula spp.* ve Švédsku.

1.1. Hypotézy

V první kategorii hypotéz, která se věnuje vztahu mezi průměrem a výškou stromu, nacházíme tyto hypotézy:

Hypotéza "škálovací koeficient - výšky": Mezi průměrem a výškou stromu je mocninná závislost o exponentu $\beta = 2/3$, podle jiných modelů $\beta = 2$ až 3.

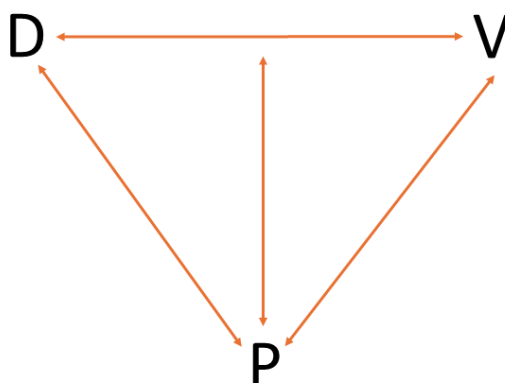
Hypotéza „výšky - prostředí“: Existuje universální vztah mezi průměrem a výškou stromu nezávislý na parametrech okolního prostředí.

Hypotéza „aditivní intercept“: Existuje universální vztah mezi průměrem a výškou stromu nezávislý na parametrech okolního prostředí a na výšce měření obvodu (průměru) kmene.

V druhé kategorii hypotéz, která se věnuje vztahu mezi průměrem a biomasou listoví stromu, nacházíme tyto hypotézy:

Hypotéza "škálovací koeficient - koruny": Mezi průměrem a biomasou listoví stromu je mocninná závislost o exponentu $\beta = 2$.

Hypotézy „koruny - prostředí“: Existuje universální vztah mezi průměrem a biomasou listoví stromu nezávislý na parametrech okolního prostředí.



Obrázek 1 Obrázek vztahů mezi našimi proměnnými z první kategorie hypotéz, zajímá nás především vztah mezi P a vztahem D a V, kde P je prostředí, ve kterém strom roste, D je průměr stromu a V je výška stromu

1.2. Teorie

1.2.1. Teorie k hypotéze „výšky“

Intuitivně člověka napadne, když se dívá na stromy, že průměr stromu v dané výšce nějak také vyjadřuje jeho výšku a naopak výška průměr. Ve své práci se věnuji primárně rozpracovávání kvantifikace této intuice. A nejde jen o intuici, tyto vztahy popisuje více alometrických modelů (viz níže) a rozsáhlá lesnická literatura (viz níže). Zkoumám hlavně to, jaký vztah mezi průměrem a výškou stromů je, a jak se mění v závislosti na prostředí, ve kterém strom roste.

Za předpokladu, že stromy optimalizují svůj design v daném prostředí, bychom mohli očekávat predikovatelné trendy podél různých environmentálních gradientů a také mezikontinentální podobnosti ve stavbě stromů navzdory floristickým rozdílům (ekologická konvergence). Zároveň jsou stavební vlastnosti stromů také částečně geneticky podmíněné a stromová alometrie (vztah mezi průměrem a výškou) je variabilní mezi různými druhy a ve spojení s různými funkčními vlastnostmi (Bohlman & O'Brien, 2006; Van Gelder et al., 2006).

Tento vztah se obvykle nezkoumá jako poměr, ale obě veličiny se logaritmují, načež se zkoumá sklon regresní přímky proložené onou zlogaritmovanou závislostí. Sklon regresní přímky nazýváme škálovací koeficient. Ve chvíli, kdy by vztah mezi nelogaritmovaným průměrem a výškou byl lineární, nazývali bychom takový vztah isometrický (z řec. ísos –

stejný, viz URL1), zatímco, pokud lineární není, a výška škáluje s průměrem na nějaký exponent jiný než jedna, jde o vztah alometrický (alo- z řeckého „allos“ znamená „jiný“, a metrie z řeckého „metrón“ znamená „měření“ (viz URL1)). Jinak řečeno alometrický růst je takový, ve kterém se nezachovávají proporce. Obecněji se tedy dá říci, že u stromů vidíme alometrický či také disproporční růst – výška nepřibývá s průměrem přímo úměrně (isometricky, proporčně), ale nacházíme tam mocninnou závislost (např. Hulshof et al., 2015). A v širším pojetí se disciplína zvaná alometrie zabývá studiem velikostí organismů a vším, co s ní souvisí (Niklas, 2004). Jaký však je sklon lineární závislosti mezi logaritmem průměru a logaritmem výšky? Jinými slovy jaký je škálovací koeficient? A je nějak univerzální, anebo je druhově a v závislosti na prostředí specifický? Na řešení této otázky dosud není shoda.

1.2.1.1. Model mechanický

Zřejmě nejčastější uváděnou hodnotou škálovacího koeficientu považovaného za víceméně univerzální jsou $2/3$ (McMahon, 1973; Niklas & Spatz, 2004). V obou citovaných člancích se ale výrazně liší způsob odvození tohoto koeficientu. Harvardský profesor Thomas McMahon se ve svém článku *Size and Shape in Biology* (1973) zabývá otázkou, proč organismy jsou takové, jaké jsou, právě ve smyslu velikosti a tvaru, vědou o formě, řka, že ačkoliv nelze většinou biologické zákonitosti odvodit jednoduše z fyzikálních zákonů neboli first principles, Kleiberův zákon ($P \sim M^{3/4}$, viz výše) by mohl být výjimkou. Klíčová je pro něj myšlenka, že organismy musí být vystavěny tak, aby unesly svou vlastní hmotnost – nepodlamovaly se pod ní. Pokud je poměr výšky a průměru u válce větší než 25, což neplatí pro skoro žádné stromy, pak tomuto válci hrozí tzv. elastické podlamování/lámání. Aby k němu nedocházelo, maximální kritickou délku válce, tj. přibližně stromu, lze stanovit jako $H_{cr} = C \left| \frac{E}{\rho} \right|^{1/3} d^{2/3}$, kde ρ je hustota a E elastický modulus materiálu, C je numerická konstanta, která se mění v závislosti na tom, jestli umístíme hmotnost válce do těžiště nebo ji rozprostřeme po celém válci nebo či ho uděláme dutý. Toto je autorova aplikace tzv. Euler-Greenhillovy rovnice. Je zajímavé, že McMahon posléze odvozuje stejný vztah i pro průměr a délku větví. Stromy bychom tedy podle něj mohly „celé pokrýt“ tímto dvoutřetinovým pravidlem. Jeho model stromu jako válce později v literatuře najdeme jako model mechanický, jinde také jako model pružné nestálosti (*elastic instability*, Dean & Long, 1986).

Dále McMahon ve výše zmiňovaném článku testuje svůj matematicky odvozený vztah na datech z jedné americké lesnické databáze, přičemž se ukázalo, že žádný ze stromů kritické

výšky nedosáhl. Pokud zkoumáme graf tzv. „od oka“ (autor regresi neprovedl), můžeme dojít k závěru, že datový oblak je s přímkou kritické výšky docela dobře rovnoběžný, což by mohlo znamenat, že hodnota škálovacího koeficientu $2/3$ platí a že jde pouze o to, jaký je intercept. McMahon to interpretuje tak, že kritická výška, tak jak ji sám odvodil, je skutečně pro stromy limitující, a to je i jeho hlavní závěr, alespoň co se stromů týče.

1.2.1.2. Model růstově-hydraulický

Oproti mechanickému modelu stromu postavili výzkumníci Niklas & Spatz v roce 2004 své růstově-hydraulické pojetí. Jejich rovnice se mnoho neliší od Eulerovo-Greenhillovy rovnice, pouze je kalibrována tzv. alometrickými konstantami, což způsobuje, že její výsledky lépe odpovídají empirickým datům. Hlavní přínos článku spočívá v novém způsobu odvození alometrického škálovacího vztahu. Vychází ze dvou empirických pozorování. (1) roční přírůstek suché biomasy na rostlinu je přímo úměrný (závisí isometricky na) hmotnosti suché biomasy listů. (2) tento roční přírůstek suché biomasy zároveň je přímo úměrný celkové tělesné hmotnosti umocněné na $3/4$ (Niklas & Enquist, 2001). V dalším kroku je odvození opřeno o něco podobného pravidlu da Vinciho, totiž o předpoklad (podle autorů vycházející z tzv. *first principles*, na které rádi odkazovali i autoři metabolické teorie), že množství vody absorbované kořeny za jednotku času musí být konstantní. Z tohoto předpokladu (je otázka, jestli je správný) výzkumníci vyvozují, že suchá biomasa listů by měla být přímo úměrná hydraulicky funkčnímu průřezu kmene a kořenů. Pro další (podrobnější) postup odvozování vizte, prosím, už přímo výše zmiňovaný článek (Niklas & Spatz, 2004). Výstupem je (s upravenou notací) vztah $H = k_5 D^{2/3} - k_6$, kde H je výška, D je průměr a k_5 a k_6 jsou alometrické konstanty. Kromě teoretické práce v této studii najdeme empirické srovnání rovnice Euler-Greenhillovy se vztahem postulovaným autory na konkrétních datech.

1.2.1.3. Model trvalého namáhání

Dalším teoretickým modelem stromové alometrie je tzv. model trvalého namáhání (*constant-stress model*). Podle K. Metzgera (cit. dle Dean & Long, 1986) se velikost kmene mění tak, aby ohybové napětí způsobené větrem zůstalo konstantní. Celý model je založen na ohybovém vzorci pro konzolové nosníky. Po delším odvozování vypadá výsledný vztah takto:

$D \propto (A \cdot L)^\alpha$, kde L je poměr délky ku výšce pákového ramene pro D , D je průměr kmene, A je plocha listoví nad D a $\alpha = (0.33 - 0.50)$. Po převedení L na levou stranu rovnice

takto: $L \propto D^{1/\alpha}/A$. Po dosazení za α tedy vidíme, že škálovací koeficient podle tohoto modelu má hodnotu $\beta = 2$ až 3.

1.2.2. Empirický výzkum hypotézy „výšky“

V článku *Tree height-diameter allometry across the United States* zkoumali Catherine Hulshof et al. (2015) variabilitu ve vztahu mezi průměrem a výškou stromů v závislosti na prostředí (především klimatu) a fylogenetických či funkčních skupinách, do kterých strom patří. Pracovali s daty z americké lesnické databáze (United States Department of Agriculture Forest Inventory and Analysis (FIA) Program). Pro kalkulaci škálovacího koeficientu zvolili smíšené modely s lokalitou, konkrétním místem na lokalitě a druhem jakožto náhodnými faktory. Škálovací koeficient jim vyšel celkově 0.53 u krytosemenných a 0.60 u nahosemenných rostlin, oba výsledky jsou tedy menší než teorií predikované 2/3. Dále se ukázalo, že prostředí (popisované bioklimatickými proměnnými z databáze World Clim), příslušnost ke skupině krytosemenných či nahosemenných, opadavost i vždyzelenost vysvětlovaly variabilitu v alometrii růstu. Z klimatických proměnných se konkrétněji ukázaly významné průměrná teplota a sezonalita srážek. I nadmořská výška se projevila jako rozumný prediktor. Celkově autoři v diskusi dochází k závěru, že velká plasticita a variabilita v alometrickém škálování je spíše pravidlem než výjimkou. A možná nejdůležitějším zjištěním této práce je, že vliv klimatu na alometrický vztah se liší u krytosemenných a nahosemenných rostlin. Zajímavostí je pak to, že se neprokázala významná závislost alometrie na osvitu / expozici.

Dalším článkem zkoumajícím alometrickou variabilitu je práce paní Cécile Antinové a kol. (2013). Tato studie se zaměřuje mj. na vliv samotné velikosti stromu, výšky v dospělosti rozdělené do několika kategorií, sklonu svahu a expozici koruny vůči světlu na alometrický vztah mezi průměrem a výškou. Šlo o stromy z vlhkého vždyzeleného lesa v pohoří Západní Ghát v Indii. Celkový škálovací koeficient vyšel 0.63, tedy velmi blízký predikovaným 2/3. Na grafu v článku také vidíme možná i typický rys této závislosti: největší odchylka od „ideálního“ koeficientu se vyskytuje v oblasti pod regresní čarou, zvláště v oblasti úzkých stromů. Tento rys je patrný už v článku Thomase McMahona (McMahon, 1973) a výzkumníci Niklas a Spatz (2004) s ním pracují i teoreticky a zřejmý je i zde, totiž, že největší odchylky od „ideálního“ koeficientu se vyskytují v oblasti pod regresní čarou, zvláště v oblasti úzkých stromů. Jakoby se mnohem častěji stávalo, že strom nedosáhne své potenciální maximální výšky. Nejnáchylnější jsou k tomuto „nedorůstu“ stromy úzké, a tedy mladé. Dalším přínosem článku

je to, že si všímá rozdílného škálovacího koeficientu u malých a větších stromů, tedy toho, co i teoreticky popsali opět pánové Niklas a Spatz (2004). Antinová a kol. (2013) definují tzv. zlomový bod, který našli pomocí tzv. Daviesova testu. Je to bod, před kterým je sklon regresní přímky na log-log škále signifikantně menší než po něm. U vztahu mezi průměrem a výškou šlo o 18.34 cm, přičemž sklon u stromů užších byl 0.78 a sklon u stromů širších 0.56, což není zas tak vzdálené od predikovaných 2/3.

Co se týče dalších faktorů majících na alometrii vliv, tak zahrnutí jak kategoriální proměnné výšky v dospělosti (4 velikostní kategorie), tak další kategoriální proměnné sklonu svahu (2 kategorie) výrazně alometrický model vylepšily. Autoři zkoumali více vztahů mezi rozměry stromů a jako nejcitlivější na tyto faktory se ukázal právě vztah mezi průměrem a výškou (Antin et al., 2013).

Dalším článkem věnujícím se alometrické variabilitě u stromů je práce vědkyně Elodie Blanchardové a kolektivu z roku 2016. Na pěti odlišných lesních tropických lokalitách se škálovací koeficient pohyboval mezi 0.374 - 0.631, což je opravdu velké rozpětí. Celkově je zajímavé, že se stromy více lišily ve svých rozměrech mezi sebou na jedné lokalitě než mezi lokalitami. Autoři navrhuji, že pozorovaná nestabilita alometrického vztahu může být způsobena změnou v alokaci uhlíku ve chvíli, kdy strom dosáhne přímého slunečního záření.

V práci zkoumající vliv nejrůznějších faktorů na stavbu tropických lesů (Banin et al., 2012) se dočteme, že škálovací koeficient ve věkovitých tropických lesích v Africe, Jižní Americe, Asii a Austrálii není konstantní. Pro kmeny jejichž prsní výška byla menší nebo rovná 40 cm se hodnota škálovacího koeficientu na různých kontinentech pohybovala mezi 0.67 – 0.53 s 95 % konfidenčním intervalem v jednotkách procent / setinách, zatímco pro všechny kmeny na zkoumaných lokalitách mezi 0.49 – 0.56 (opět 95 % CI v jednotkách procent / setinách). Nejvyšší škálovací koeficient vykazovaly porosty asijské a africké, oproti nižším hodnotám koeficientu u lesů jihoamerických a australských. Autoři se věnovali také vlivu prostředí, struktury porostu a hustoty dřeva na alometrický vztah. Když ponechali tyto proměnné kontrolované, stále pozorovali signifikantní rozdíly ve stromové stavbě, které byly z menší než poloviční části vysvětleny proměnnou „kontinent“. To ukazuje na značnou residuální variabilitu, jež by mohla být vysvětlena biogeografickými rozdíly nebo jinými neměřenými faktory prostředí.

Ve studii zabývající se diferenciací druhů stromů v lese ostrova Borneo (Kohyama et al., 2003) zkoumali vliv osvětlení na alometrický vztah a došli k závěru, že druhy spodního

lesového patra měly se stejným průměrem kratší výšku než druhy rostoucí až do vrchního patra lesa. Stejně tak měly stromy spodního lesového patra se stejnou výškou hlubší korunu než stromy rostoucí až do vrchního patra. Celkově potvrdili, že maximální dosažitelná výška stromu je velmi variabilní mezi druhy.

Dále existuje důležitá metodologická studie, která problematizuje dosavadní výzkum v oblasti stromové alometrie (Henry & Aarssen, 1999). V první řadě upozorňují na to, že jen málo prací se zabývalo efektem, který na alometrický vztah mají případné sousední stromy. Předpokládají, že stromy v zápoji investují více do růstu do výšky než do šířky, aby omezily překrývání korun se sousedy, a tak na ně dopadalo více slunečního záření. Zároveň zapojený porost lépe odolává větru, což může být také důvod pro menší alokaci biomasy do průměru než do výšky. V druhé řadě se věnují nevhodnosti používání lineární regrese model I (*LS least squares*) na náš alometrický vztah a navrhují k užití lineární regresi model II (*reduced major axis (RMA) regression*), která nepředpokládá žádnou z proměnných jako pevně danou, počítá s tím, že obě proměnné mohou být změřeny chybně.

1.2.3. Pár teoretických slov k hypotéze „aditivní intercept“

Skrze testování tvrzení, že sklon regresní přímky fitované na logaritmizovaná data (škálovací koeficient) se nemění v závislosti na tom, v jaké výšce jsme měřili průměr stromu, se vlastně možná ptáme po vlastní povaze našeho cílového škálovacího vztahu mezi průměrem a výškou stromu. A zároveň jde o ryze praktický problém: máme-li škálovací vztah potenciálně universální pro všechny stromy, tak v jaké výšce máme vlastně průměr měřit, aby vztah platil? Neboť poměrově je např. 140 cm výšky pro každý strom jiná část jeho výšky, a tedy i morfologicky jiná výška. Pokud škálovací vztah vůbec platí, tak vlastně jak – s jak určeným průměrem? Jinak samozřejmě i zkoumání alometrie způsobem poměrným (výška ku průměru v nějaké výšce, anebo průměr v nějaké výšce ku výšce) je další možná varianta. A proč se jmenuje tato hypotéza „aditivní intercept“? Právě proto, že je to potenciálně intercept (I)

škálovací závislosti ($Y = aX^b + I$), který může způsobit, že škálovací koeficient se bude s výškou měření měnit a že se na závislosti objeví zakřivení.

1.2.4. Teorie k hypotéze „koruny“

Škálovací vztahy odvozené vědci zabývajícími se škálováním (metabolismu) říkají, že M_L , tj. celková biomasa listoví na stromě (*standing leaf biomass*), škáluje s D_s , tj. průměrem kmene (*diameter of the stem*) takto: $M_L \propto D_s^2$ (Enquist & Niklas, 2002).

1.2.5. Empirický výzkum hypotézy „koruny“

V článku *Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests* (Muller-Landau et al., 2006) výzkumníci ukazují, že škálovací koeficient v alometrickém vztahu mezi průměrem a korunou je méně variabilní a blíže předpokladům metabolické teorie, než alometrický vztah mezi průměrem a výškou stromu. Práce paní Antin a kol. (2013) o výmluvném názvu *Crown allometries are less responsive than stem allometry to tree size and habitat variations in an Indian monsoon forest* to jen potvrzuje.

Tabulka 1 Škálovací koeficienty predikované a stanovené podle paní Antinové a kol. (2013)

Škálovací vztah	Koeficient predikovaný	Koeficient stanovený
průměr – šířka koruny	2/3	0.63
Průměr - plocha koruny	4/3	1.27
průměr – objem koruny	2	1.84

Bohužel škálovacích vztahů a jejich koeficientů je mnoho, a proto je v nich relativně velký zmatek. Proto zde uvádím koeficienty postulované metabolickou teorií podle paní Antinové a kol. (2013) – viz Tabulka 1.

Celkově nejstabilnějším alometrickým vztahem je podle této práce vztah průměr – koruna. Za možnou příčinu této stability autoři považují vnitřní metabolická omezení, zatímco větší míru nestability u alometrií průměr – výška přisuzují autoři tomu, že výška stromu je –

jednoduše řečeno – tím hlavním, s čím strom pracuje, když odolává rozmanitým (především světelným) podmínkám.

V souhrnu se tedy jak teoretické alometrické modely, tak výsledky jejich testování výrazně liší. A zřejmě není ani jasné, v jaké výšce vlastně měřit průměr stromu. A co se týče korun stromů, můžeme očekávat, že jejich škálovací vztah s průměrem bude více stabilní vůči vlivu prostředí. Já se v této diplomové práci ptám na otázku, jestli existuje mezi parametry stromu universální vztah nezávislý na parametrech prostředí s výhodou rozprostření zkoumaných stromů na latitudinálním gradientu. To je zásadní výhoda, protože s latitudou by se relativně předvídatelně mělo měnit mnoho environmentálních parametrů, a zároveň se mi nepodařilo najít žádnou práci, která by měla experimentální design v tomto smyslu podobný. Většina studií zkoumá velké celky jako jsou celé lesy. Skutečnost zaměření mého výzkumu na jeden rod, totiž *Betula spp.* je také unikátní a výhodná. Umožňuje mi odfiltrovat mezidruhovou variabilitu, která by ale podle ambiciózních universálních modelů nemusela hrát takový vliv, na druhou stranu z testování těchto modelů vím, že roli hraje, a to velkou. Já mohu zahlédnout, jak se potenciální universální patrnost variabilně „vtěluje“ do konkrétního jednoho druhu a možná s postupujícím vědeckým poznáním i odhalit, jaká jsou tedy druhová specifika variabilní realizace onoho potenciálně universálního či možná dokonce, jak se ono universální a variabilní k sobě navzájem vztahuje.

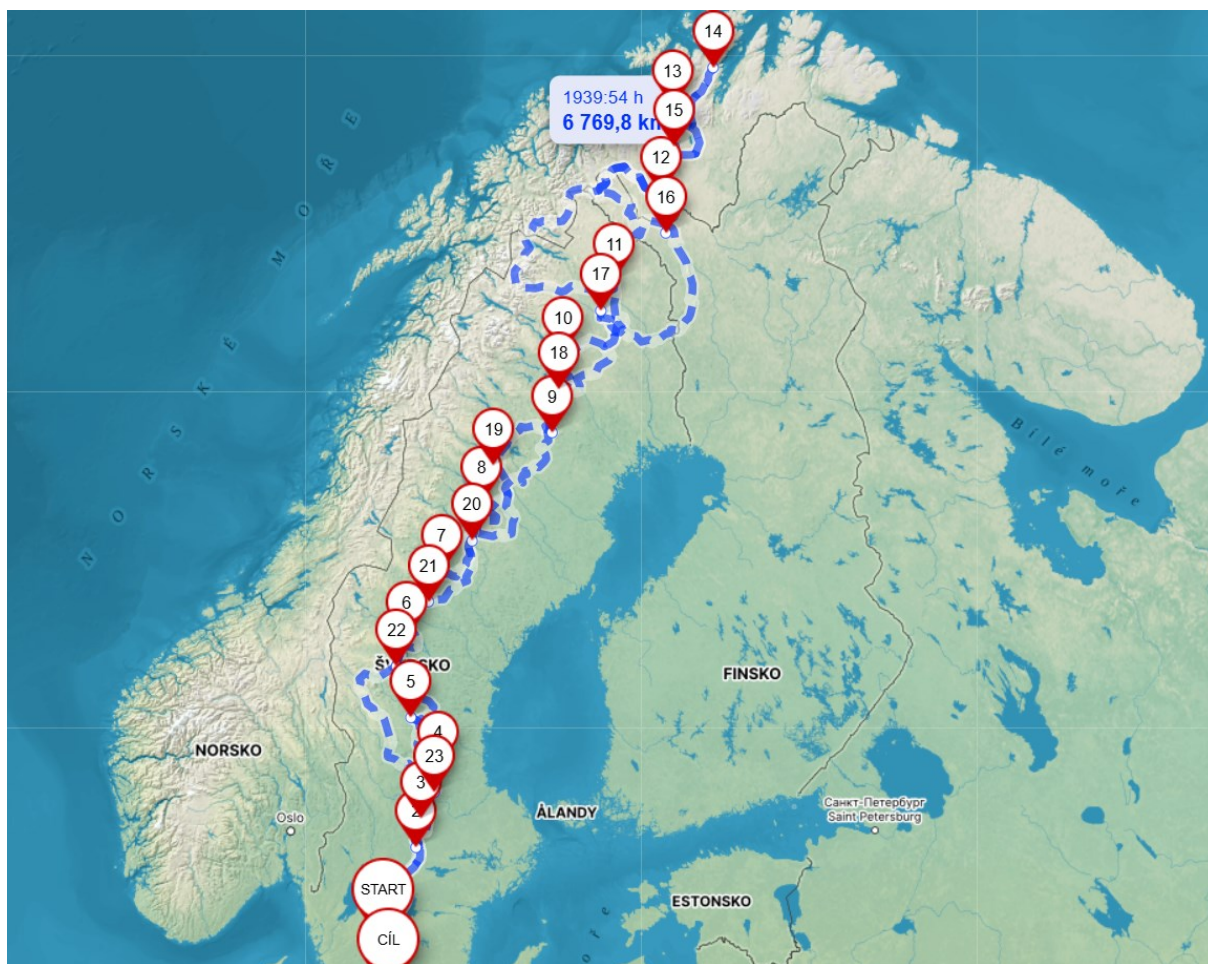
2. Metody

Na expedici v roce 2011 pan Petr Pokorný a pan Arnošt L. Šizling a kol. (včetně pana Jana Nováka) naměřili 75 stromů *Betula spp.* na 25 lokalitách severojižního transektu (po 50 km lokalita) na území Švédska, Norska a Finska. U každého stromu byla změřena laserovým dálkoměrem jeho výška, dále byly pásmem změřeny obvody kmene v různých výškách kmene (z nich byly spočteny průměry stromu v různých výškách) a stromy byly vyfotografovány. Pro každou lokalitu (o konkrétních zeměpisných souřadnicích) tým výzkumníků získal bioklimatické údaje z databáze WorldClim (Anderson-Teixeira et al. (2014) (<http://www.worldclim.org>; Hijmans et al., 2005)), jako jsou průměrná teplota, průměrné srážky atd., dále expediční tým naměřil údaje: nadmořská výška, pH půdy (digitálním pH

metrem Orion 4 z výluhu v destilované vodě) a konečně vlhkost půdy a to zvážením vzorku (11 hrabanky) před vysušením a po vysušení.

Z každé lokality jsem vybral jeden strom kromě jedné lokality s nekvalitními fotografiemi (celkem 24 stromů) a fotografie každého takového zvoleného stromu jsem ve speciálním software zvaném *Tablet* vytvořeným panem Arnoštem Šizlingem „obtečkoval“ za účelem odhadu povrchů korun stromů, které spočetl opět pan Arnošt Šizling (viz Obrázek 4).

Data jsem v software R (R Core Team (2023)) data agregoval do jednoho datasetu a vyčistil tak, aby nevznikaly duplikace kvůli rozdílnému počtu stromů a lokalit. Pracoval jsem především se základním Rkem, ale použil jsem také balíček *ggplot2* (Wickham H., 2016), *lmodel2* (Legendre P., 2018), *tidyverse* (Wickham H. et al., 2019), *vegan* (Oksanen J. et al., 2022). Provedl jsem exploratorní analýsu především co se týče naměřených parametrů stromů.



Obrázek 2 Mapa studovaných lokalit (vytvořeno přes server mapy.cz)

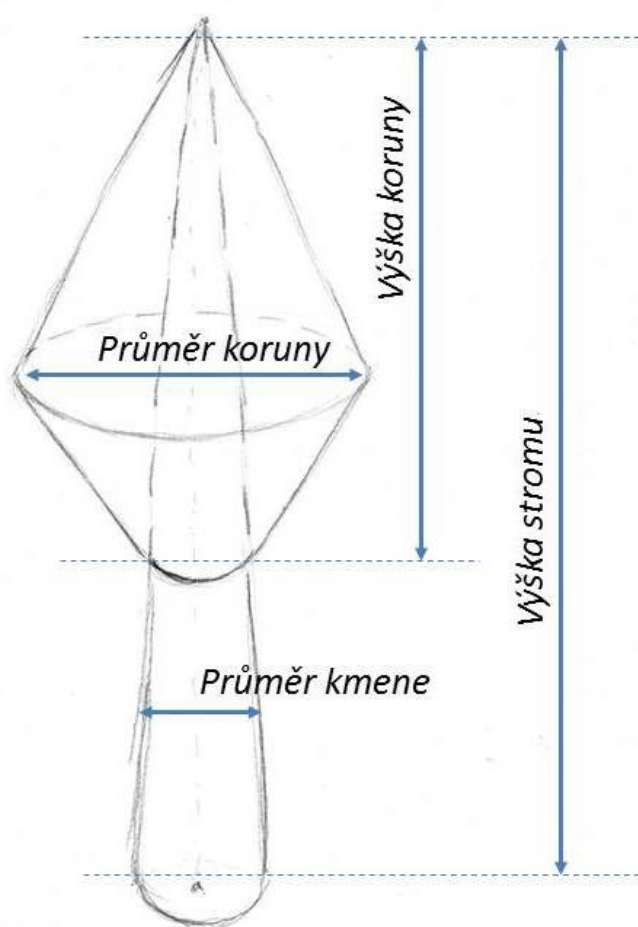


Obrázek 3 strom 26 (site 14) - s vyznačenými měřeními průměrů a výšky stromu

Dále jsem provedl PCA (*Principal Component Analysis*) na environmentálních prediktorech a SMA (*Standard Major Axis*) regresi, jinými slovy RMA (*Reduced Major Axis*) regresi, i OLS (*Ordinary Least Squares*) regresi na vztahu logaritmu výšky a logaritmu průměru v prsní výšce. Interpretací PCA jsme došli k závěru, že variabilitu v environmentálních datech nejlépe postihují tyto proměnné: latituda a minimální srážky. S těmito proměnnými jsem provedl analýzy tzv. posuvné okno, tedy rozdělení dat do několika podsouborů (11/15) na daném environmentálním gradientu a dále jsem nechal spočítat RMA regrese na vztahu přirozeného logaritmu výšky a

přirozeného logaritmu průměru na každém z těchto podsouborů. Šlo o to ukázat, jak se mění škálovací koeficient v závislosti na parametrech prostředí. Dále jsem spočetl OLS vícerozměrnou regresi s první osou z PCA a s druhou osou z PCA se zahrnutím interakce všech prediktorů.

K hypotéze „aditivní intercept“ jsem provedl RMA lineární regrese na vztahu mezi logaritmovanou výškou a logaritmovaným průměrem měřeným ve 20 cm, 40 cm, 60 cm, 80 cm, 100 cm, 120 cm a 140 cm výšky stromu. A posléze jsem spočetl OLS regresi na vztahu



Obrázek 4 Model stromu jakožto kužele zhotovený pro výpočet povrchu koruny stromu (autor: A. L. Šizling)

mezi škálovacím koeficientem jakožto závislou proměnnou a výškou měření obvodu (průměru) jakožto prediktorem.

Co se týče hypotézy „koruny“, pojali jsme jeden zásadní předpoklad, a to sice, že biomasa listoví proporcionálně škáluje s povrchem koruny stanoveným skrze „obtečkovávání“ fotografií a následné výpočty pana A. L. Šizlinga (viz Obrázek 4). Posléze jsem provedl exploratorní analýsu dat zkoumající především rozdělení proměnných a následně fitoval 4 regresní modely: model 1 byla OLS regrese na nelogaritmovaných datech, model 1.1 byla OLS regrese na

nelogaritmovaných datech s kvadratickým členem, model 2 byla OLS regrese na logaritmovaných datech a model 3 RMA regrese na logaritmovaných datech. A konečně velmi podobně jako u hypotézy „výšky“ jsem provedl vícerozměrnou OLS regresi zkoumající vztah povrchu koruny (závislá proměnná) a průměru stromu a os z PCA jakožto prediktorů, se zahrnutou interakcí všech prediktorů.

3. Výsledky

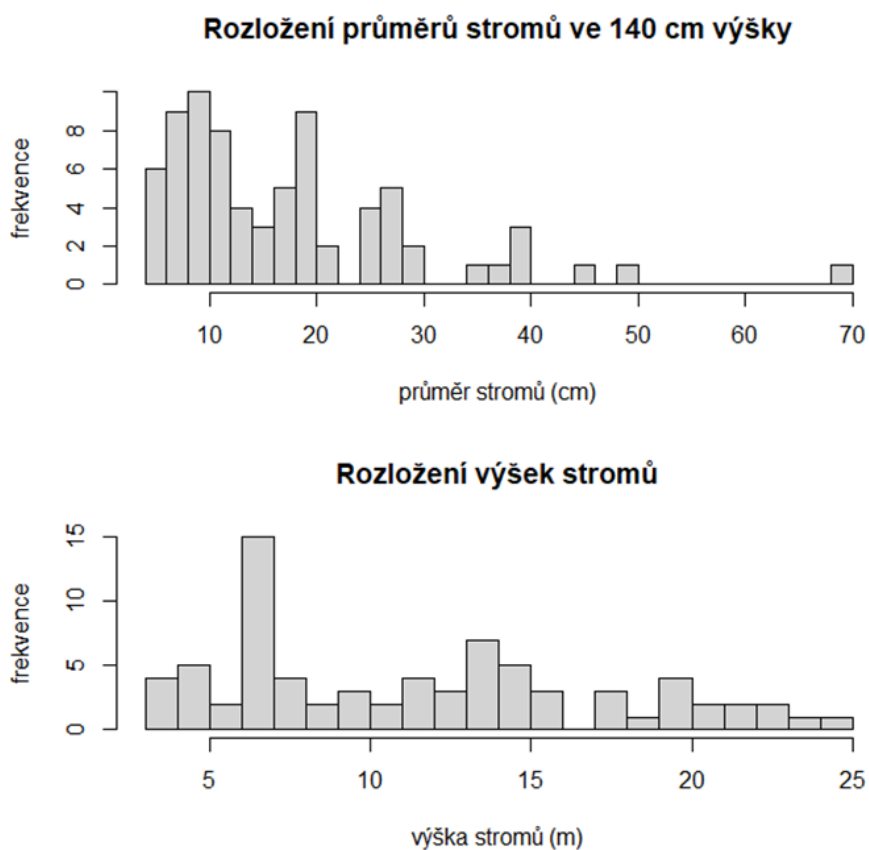
3.1. Charakteristiky nasbíraného souboru dat

Pracoval jsem se 75 stromy *Betula spp.* na 25 lokalitách s cca 3 stromy na jednu lokalitu. Nejmenší strom měl výšku 3.80 m, nejvyšší 24.20 m a průměrná výška stromu byla 11.59 m.

Nejužší strom měl ve svých 140 cm výšky 4.1 cm, průměrný průměr v této výšce byl 17.5 cm a nejširší strom v této výšce měl průměr 69.4 cm.

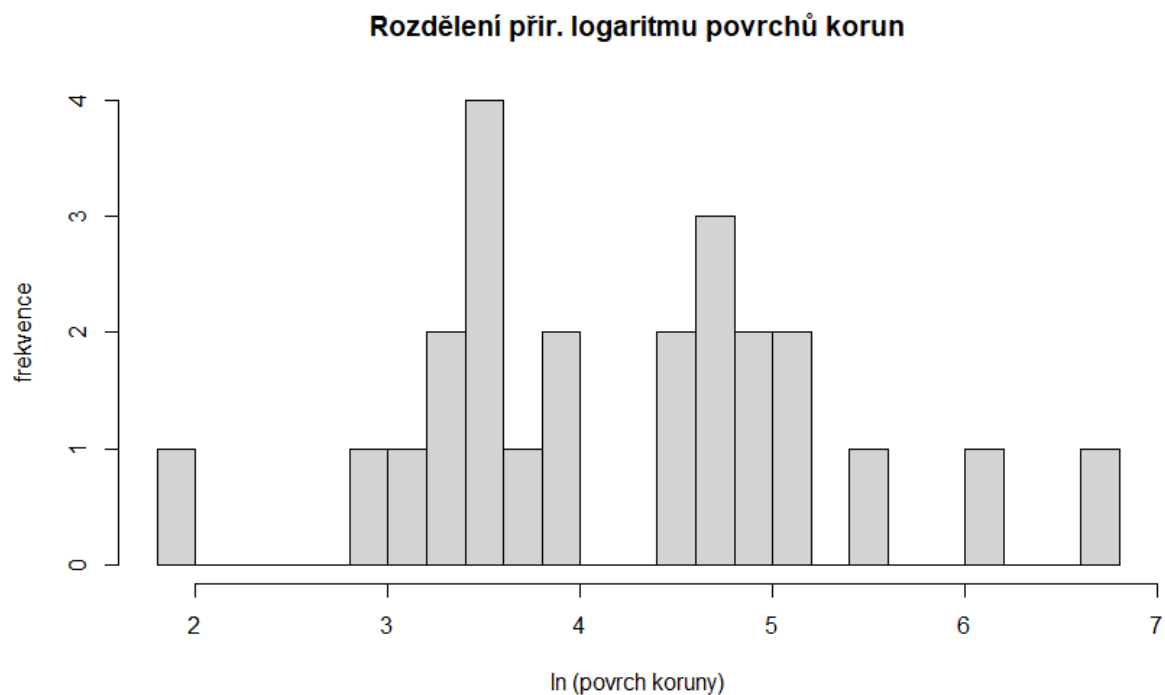
Ze stejného souboru stromů mám k dispozici pro každou lokalitu (kromě jedné, kde byly nekvalitní fotografie, viz kapitola 2. Metody) jeden strom (tedy celkem 24 stromů), u kterého znám odhad povrchu jeho koruny (m^2). Nejmenší koruna měla 6.6 m^2 , největší 749.5 m^2 , průměrný povrch koruny byl 121.2 m^2 .

Korelace mezi výškou a průměrem stromu ve 140 cm vyšla 0.84. Korelace mezi povrchem koruny stromu a průměrem stromu vyšla 0.96. Na Obrázku 5 vidíme rozdělení základních proměnných.

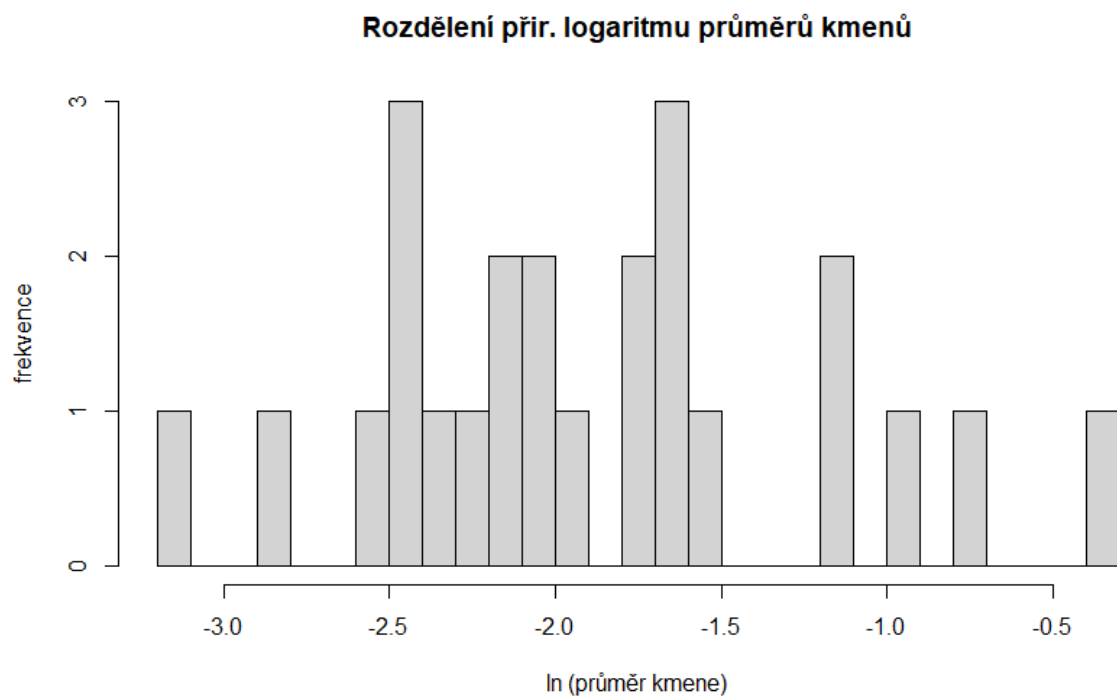


Obrázek 5 (a) Histogram rozložení výšek stromů (b) histogram rozložení průměru stromů ve 140 cm výšky

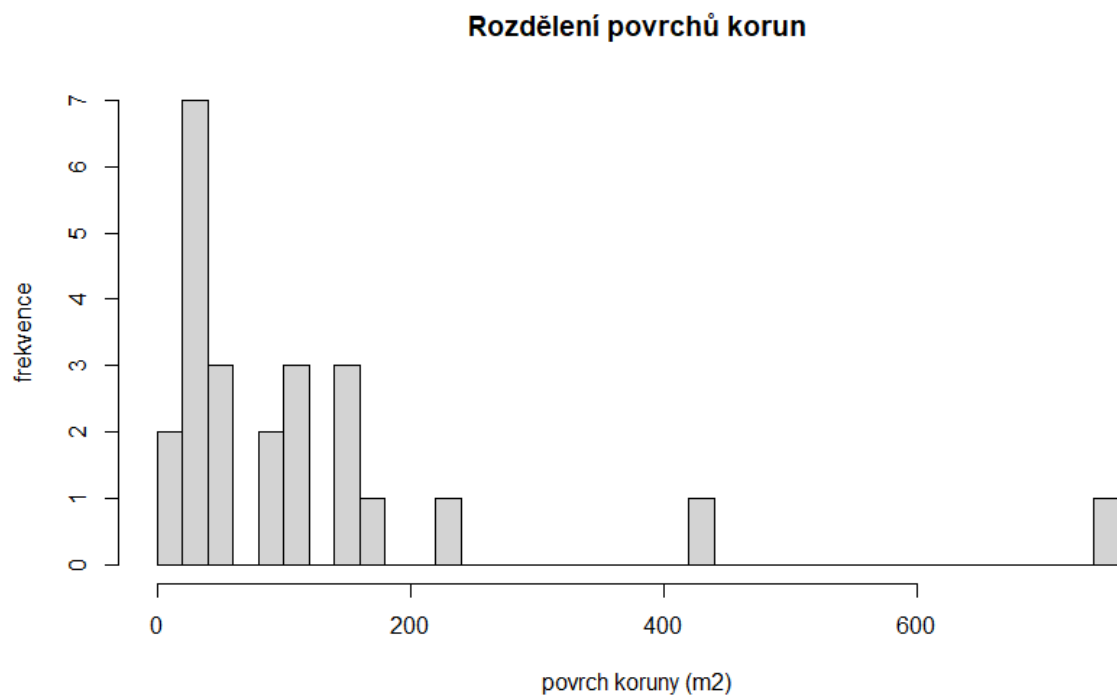
Z Obrázku 5b vyplývá, že břízy vykazují něco jako optimální výšku, tj. výška mezi 6-7 m. Na Obrázku 6 až 9 pak vidíme rozdělení dalších základních proměnných.



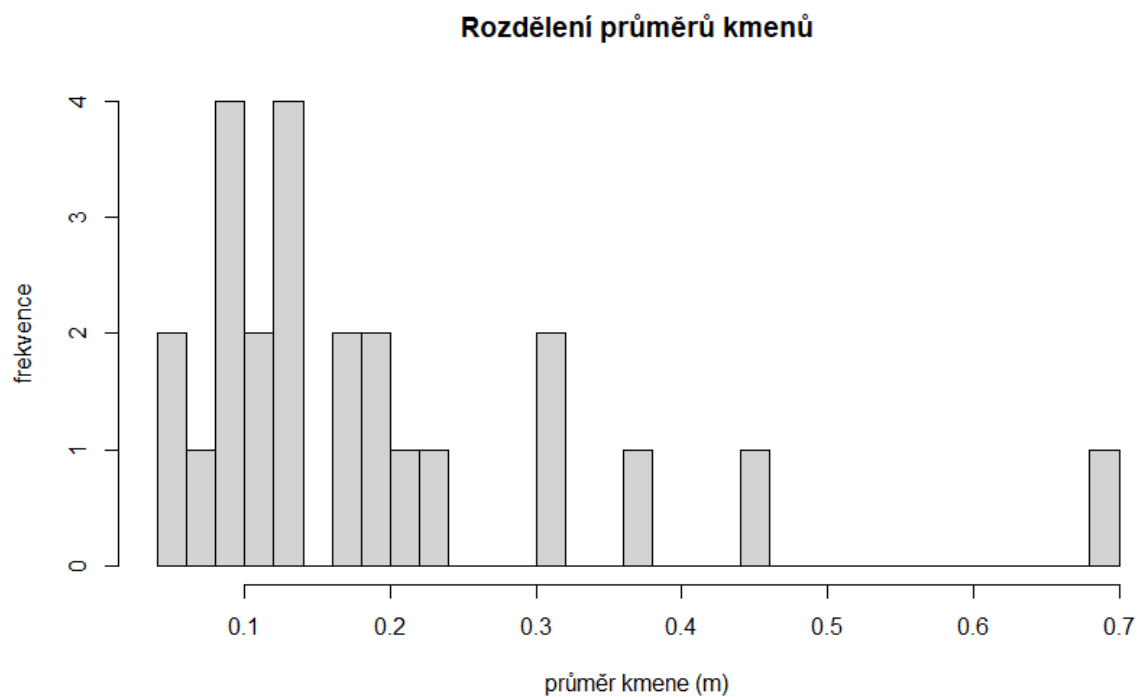
Obrázek 6 Histogram zobrazující rozdělení přír. logaritmů povrchů korun



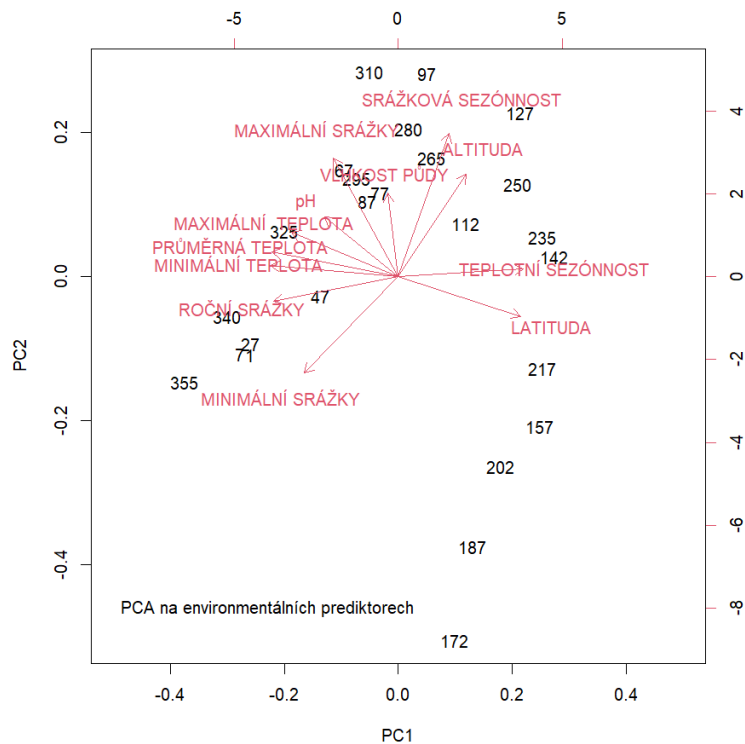
Obrázek 7 Histogram zobrazující rozdělení přír. logaritmů průměrů kmenů



Obrázek 8 Histogram zobrazující rozdělení povrchů korun



Obrázek 9 Histogram zobrazující rozdělení průměrů kmenů

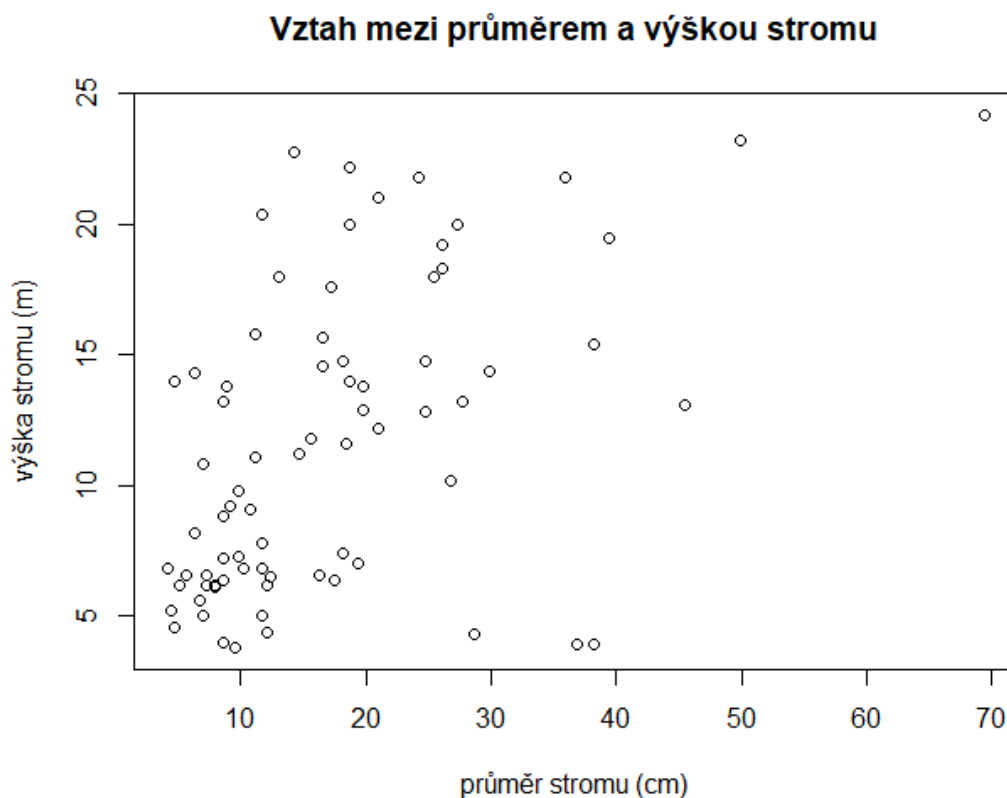


Obrázek 10 Graf výsledku analýzy hlavních komponent (Principal Component Analysis) provedené na environmentálních prediktorech (první dvě osy). Pro každou lokalitu máme k dispozici tyto parametry prostředí: roční srážky, minimální srážky, maximální srážky, srážková sezónnost, průměrná teplota, minimální teplota, maximální teplota, teplotní sezónnost, longituda, latituda, altituda, pH, vlhkost půdy. na hodnotách těchto parametrů prostředí jsem provedl PCA.

PCA provedená na environmentálních prediktorech, kterou můžeme vidět na Obrázku 10, ukazuje, že asi nejvíce koreluje s hlavní osou teplotní sezónnost, roční srážky, minimální teplota a latituda. S druhou PCA osou nejspíše pak vlhkost půdy a srážková sezónnost. Tyto proměnné jsou tedy zřejmě nejvíce zodpovědné za dva hlavní gradienty v environmentálních datech.

3.2. Hypotézy „výšky“

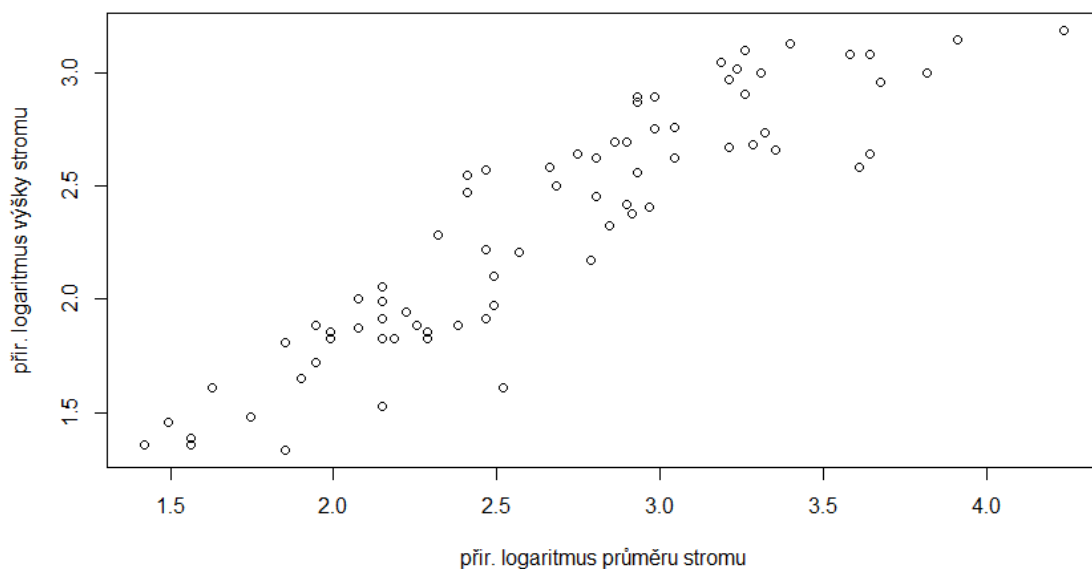
Před fitováním jakýchkoli modelů jsme nejprve provedli další exoratorní analysu. Na Obrázku 11 vidíme bodový graf vztahu mezi průměrem a výškou stromu.



Obrázek 11 Graf korelace mezi průměrem a výškou stromu

Obrázek 11 nám dále jasně ukazuje, že čím jsou stromy vyšší, tím větší je také rozptyl jejich výšek, což by mohlo potvrzovat úvahy o existenci „kritické výšky“, které stromy nikdy ale nedosahují. Zároveň to může být pouze projev přirozené matematické zákonitosti, totiž, že s růstem parametru roste i jeho rozptyl.

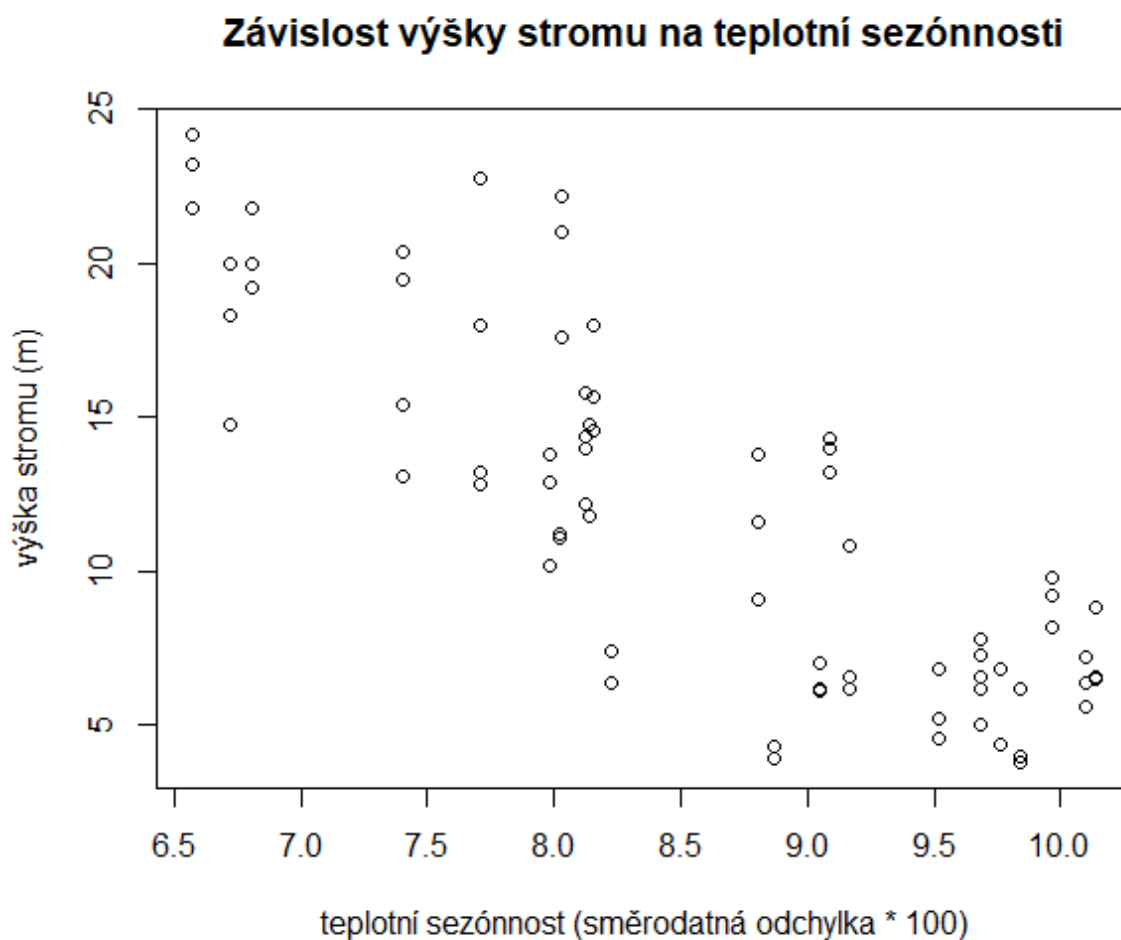
Korelace přir. logaritmu výšky stromu na přir. logaritmu průměru stromu ve 140 cm výšky



Obrázek 12 Graf korelace přir. logaritmu výšky stromu na přir. logaritmu průměru stromu ve 140 cm výšky

Na Obrázku 12 vidíme korelaci, která byla hlavním předmětem našeho zájmu, co se týče kategorie hypotéz zabývajících se výškou stromu. Můžeme si povšimnout, že datový oblak je omezený spíše „shora“ než „zdola“, „zdola“ jakoby byla větší variabilita (autor pozorování pan Jiří Hadrava). To nás opět vrací k myšlence ultimátní, cílové „kritické výšky“, které však často není dosaženo.

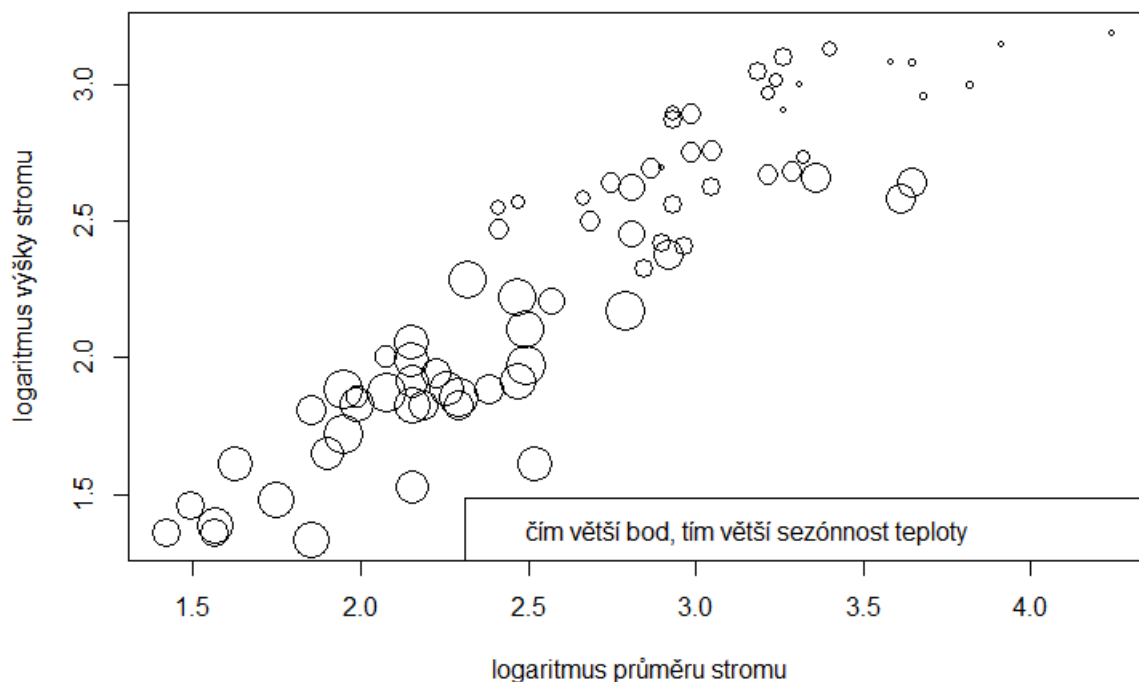
K exploratorní analýze ještě přidávám ke zhlédnutí Obrázky 13 a 14 zkoumající vliv teplotní sezónnosti, který vyšel jako významný v analýze PCA (viz kapitolu 4.1.)



Obrázek 13 Graf závislosti výšky stromu na teplotní sezónnosti (tj. standardní odchylka spočtená na 12 hodnotách – 12 průměrných teplotách, jedné pro každý měsíc; pro lepší matematickou práci ještě násobeno jedním stem)

Na Obrázku 13 si všímáme jasné negativní korelaci mezi teplotní sezónností a výškou stromu. Ukazuje se tedy, jak zásadní vliv tento parametr prostředí má minimálně na výšku stromu.

Závislost přír. logaritmu výšky stromu na přír. logaritmu průměru stromu

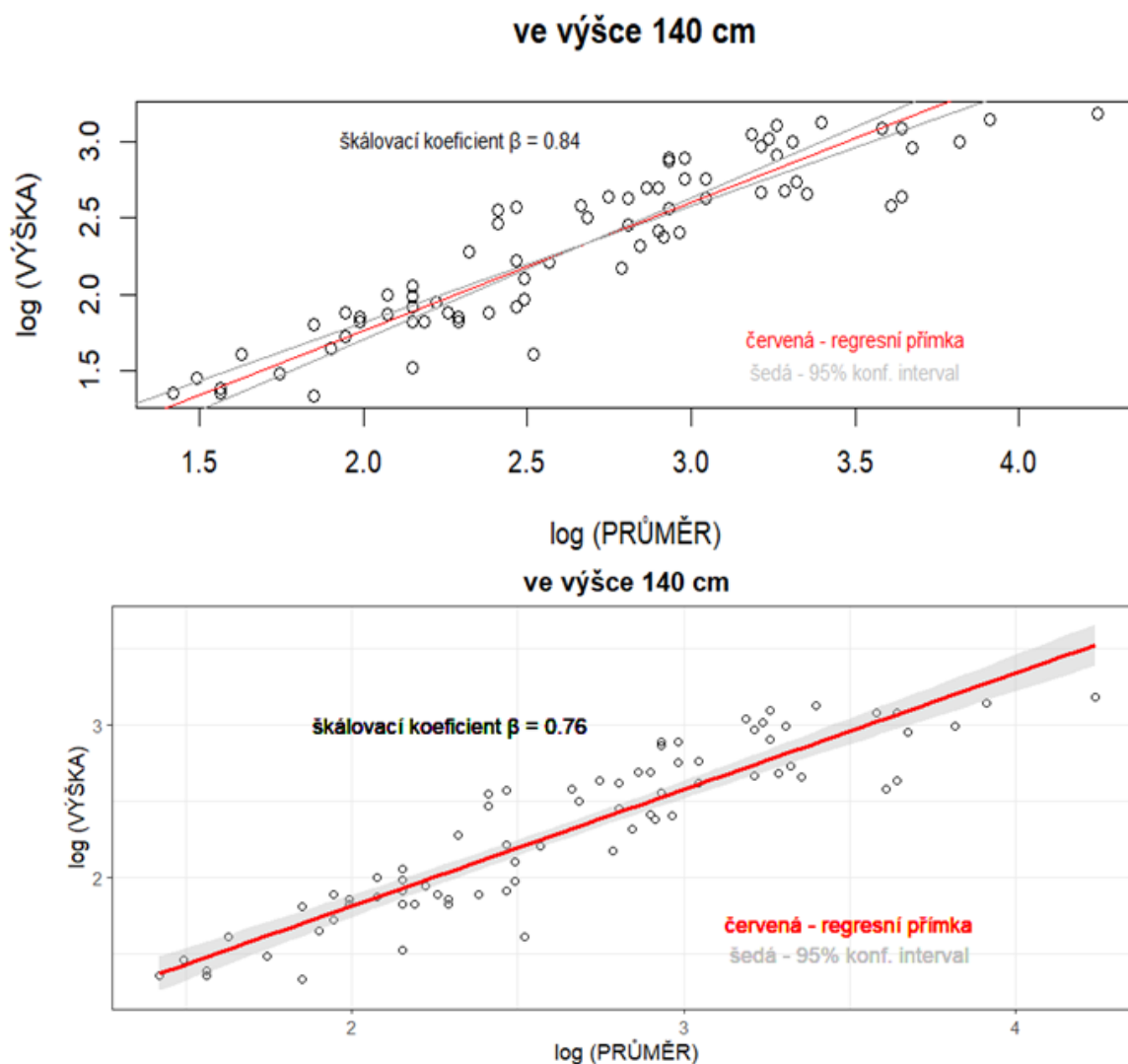


Obrázek 14 Graf závislosti přír. logaritmu výšky stromu na přír. logaritmu průměru stromu s vyznačeným indexem sezónnosti teploty

Obrázek 14 nám sděluje, že ty nejširší a nejvyšší stromy se vyskytují v podstatě pouze v místech s nízkou sezónností teploty. Sezonalita teploty tedy zřejmě ovlivňuje celý vztah mezi průměrem a výškou stromu, ne pouze jeho výšku.

Pokus o vhled do struktury našich dat nás obohatil o tyto náznaky nových poznatků: stromy pravděpodobně nepřesahují svou z mechanických důvodů „kritickou výšku“ a vliv prostředí, jako je např. sezónnost teploty, tedy jedna ze základních měr nestability klimatu, působí na celý zkoumaný škálovací vztah a stromy svrchu „osekává“ – snižuje tak, že na svůj průměr jsou často nižší, než by asi potenciálně mohly být.

Po exploratorní analýze se přesouváme k fitování lineárních modelů na logaritmovaná data (použit přirozený logaritmus).



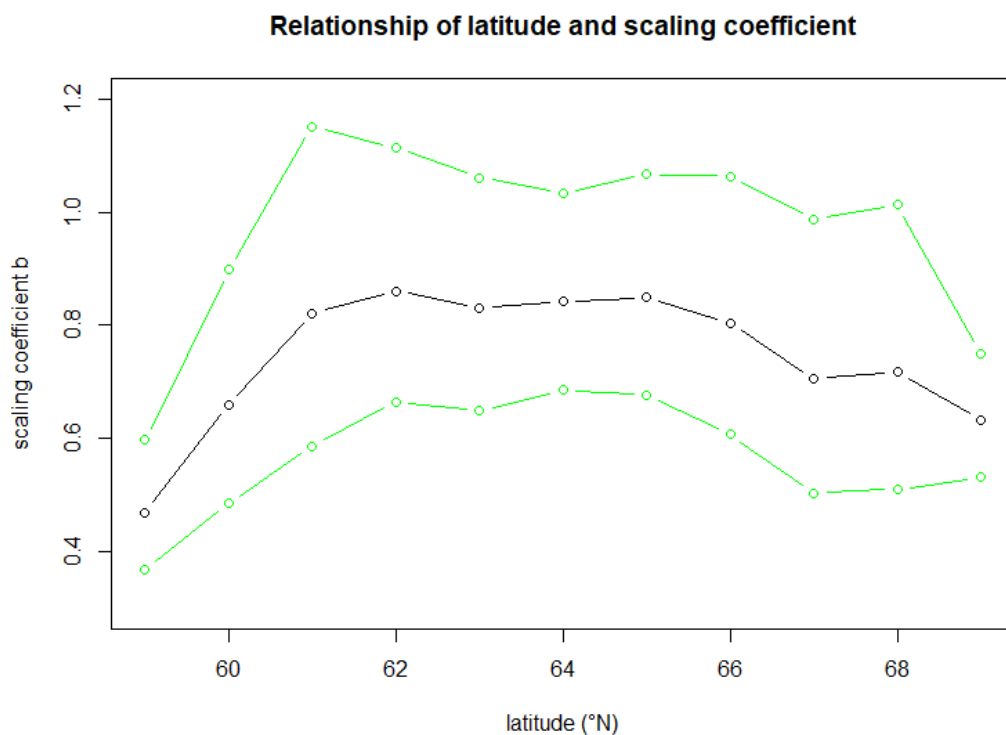
Obrázek 15

(a) Graf regresní (RMA) závislosti přir. logaritmu výšky stromu (m) na přir. logaritmu průměru stromu (cm) ve výšce 140 cm

(b) Graf regresní (OLS) závislosti přir. logaritmu výšky stromu (m) na přir. logaritmu průměru stromu (cm) ve výšce 140 cm

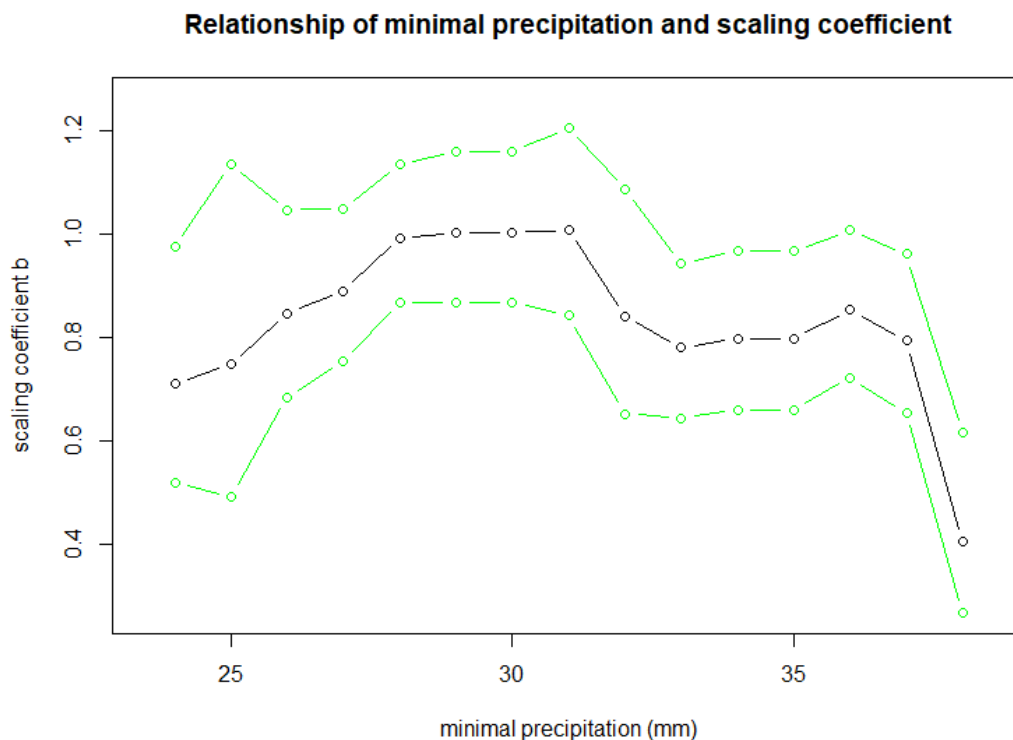
Klíčový obrázek 15 nám ukazuje, že škálovací koeficient β (neboli sklon přímky regresní závislosti přirozeného logaritmu výšky na přirozeném logaritmu průměru) vyšel na našem vzorku oběma regresními metodami poměrně výrazně jinak, než predikují teoretické práce. RMA regrese dává $\beta = 0.84$ s 95% konfidenčním intervalem (95% CI) 0.76 až 0.92, zatímco OLS regrese poskytuje $\beta = 0.76$; kde 95% CI = 0.68 až 0.85 Model růstově hydraulický a mechanický predikují $\beta = 2/3$, model trvalého namáhání $\beta = 2$ až 3.

Po fitování základních regresí se přesouváme k analýze vlivu prostředí.



Obrázek 16 Graf závislosti škálovacího koeficientu b na latitudě (tzv. analýza - posuvné okno), zeleně 95 % konfidenční interval

Obrázek 16 nám ukazuje, jak se mění škálovací koeficient v závislosti na latitudě. Nelze si nevšimnout, že nejnižších hodnot dosahuje škálovací koeficient na nejsevernější a nejjižnější části gradientu, zatímco mezi těmito extrémy je poměrně stabilní držící se okolo hodnoty 0.8.



Obrázek 17 Graf závislosti škálovacího koeficientu b na minimálních srážkách (mm) (tzv. analýza - posuvné okno), zeleně 95 % konfidenční interval; minimální srážky jsou celkový srážkový úhrn za nejsušší měsíc v roce

Obrázek 17 odkrývá, jak se mění škálovací koeficient v závislosti na minimálních srážkách. Pokud by stromy chtěly dosahovat vyššího škálovacího koeficientu, potřebují k tomu střední hodnotu minimálních srážek (okolo 30 mm za nejsušší měsíc v roce).

Tabulka 2 Výsledky multidimenzionální OLS regrese odpovídající na otázku, jestli existuje universální vztah mezi přirozeným logaritmem výšky stromu a přirozeným logaritmem průměru stromu (v 140 cm výšky) nezávisle na parametrech prostředí; kde H je výška stromu, D je průměr stromu, PCA je Principal Component Analysis provedená na environmentálních prediktorech

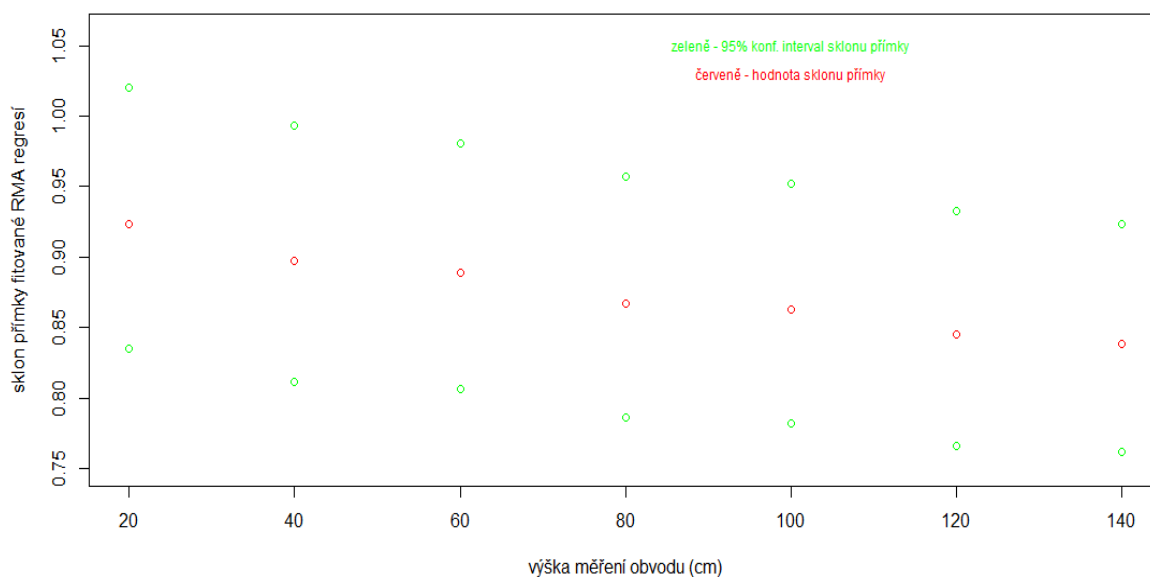
rovnice fit. modelu: $\ln(H) \sim \ln(D) * \text{osa 1 z PCA} * \text{osa 2 z PCA}$		
člen	odhad	p-hodnota
(intercept)	0.853	< 0.001
$\ln(D)$	0.550	< 0.001
osa 1 z PCA	-0.002	0.974
osa 2 z PCA	-0.200	0.009
$\ln(D) : \text{osa 1 z PCA}$	-0.035	0.070
$\ln(D) : \text{osa 2 z PCA}$	0.075	0.004
osa 1 z PCA : osa 2 z PCA	0.159	< 0.001
$\ln(D) : \text{osa 1 z PCA} : \text{osa 2 z PCA}$	-0.061	< 0.001
vícečetné R^2		0.937
p-hodnota		< 0.001

V Tabulce 2 s výsledky mnohorozměrné regrese s PCA osami je zásadní, že vycházejí víceméně signifikantní p-hodnoty pro interakce logaritmu průměru a PCA os.

3.2.1. Hypotéza „aditivní intercept“

V záležitosti nezávislosti škálovacího koeficientu vztahu mezi přirozeným logaritmem průměru stromu a přirozeným logaritmem výšky stromu na výšce měření průměru stromu jsme provedli RMA regresi na tomto log-log vztahu na hodnotách naměřených v různých výškách. Na Obrázku 18 vidíme, že škálovací koeficient s rostoucí výškou měření relativně dost klesá. Potvrdila to i následná OLS regrese na vztahu sklonu

Vztah mezi výškou měření obvodu (průměru) stromu a hodnotou škálovacího koeficientu (sklonu regresní přímky)



Obrázek 18 Graf vztah mezi výškou měření průměru stromu a hodnotou škálovacího koeficientu (RMA regrese)

(závislá proměnná) a výšce měření obvodu. Tato regrese ukázala lineární vztah o záporném sklonu regresní přímky velmi blízkém nule, ale signifikantním pod hladinou 0.001, tedy tento (anebo strmější sklon) zřejmě nemohl vzniknout pouhou náhodou. Naše hypotéza o nezávislosti škálovacího koeficientu na výšce měření tedy nebyla potvrzena.

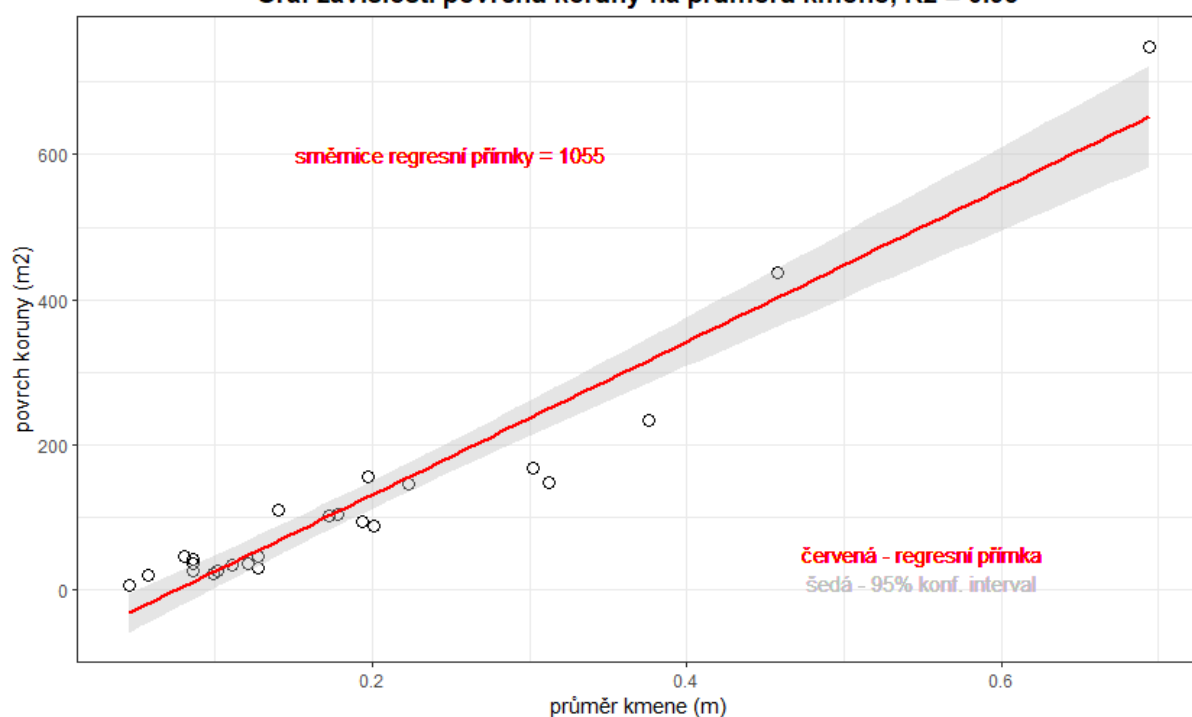
3.3. Hypotézy „koruny“

Po exploratorní analýze jsem provedl fitování 4 modelů na data týkající se korun. Model č. 1 jsem udělal OLS regresi na nelogaritmovaných datech, model č. 1.1 jsem udělal také OLS regresi a také na nelogaritmovaných datech, ale s kvadratickým členem, model č. 2 je OLS regrese na logaritmovaných datech a model č. 3 je RMA regrese na logaritmovaných datech.

Tabulka 3 Porovnání fitovaných modelů na základě Akaikeho informačního kritéria

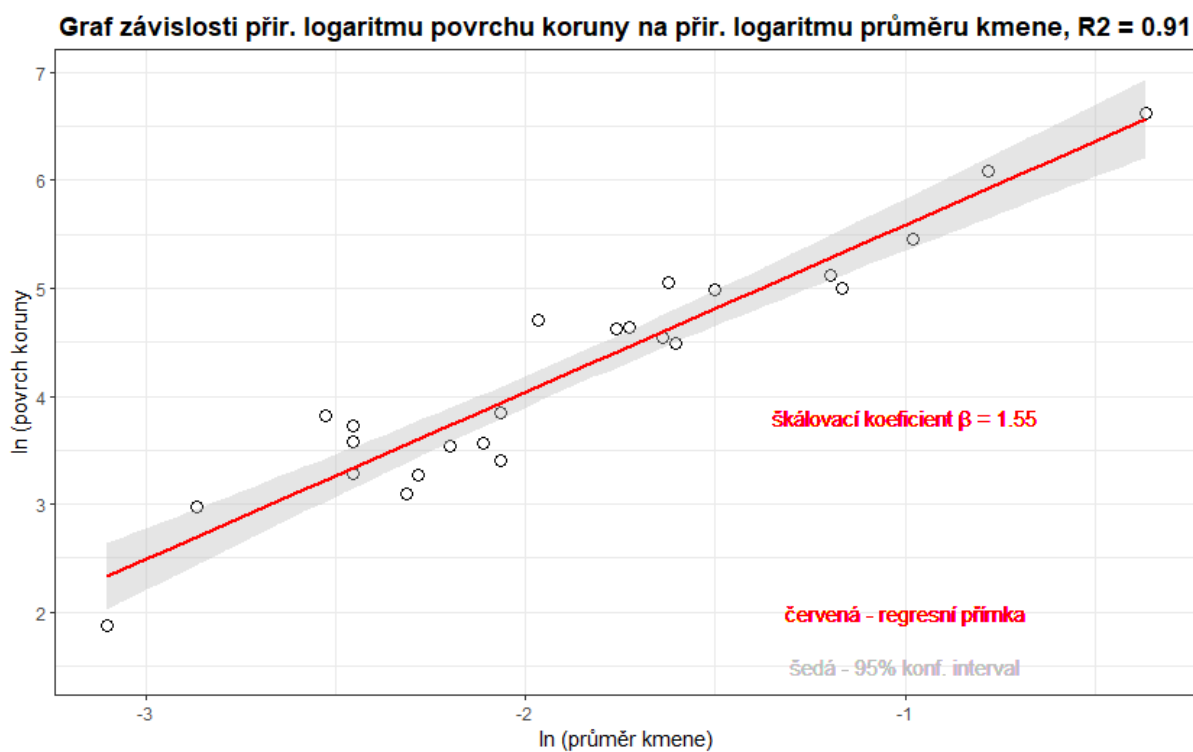
Číslo modelu	Stupně volnosti	AIC
1 (OLS, nelog. data)	3	255.34
1.1 (OLS, nelog. data, s kvadratickým členem)	4	234.75
2 (OLS, log. data)	3	19.67
3 (RMA, log. data)	-	-

Graf závislosti povrchu koruny na průměru kmene, $R^2 = 0.93$



Obrázek 19 Graf lineární závislosti povrchu koruny na průměru kmene, regresní metoda OLS (Ordinary Least Squares)

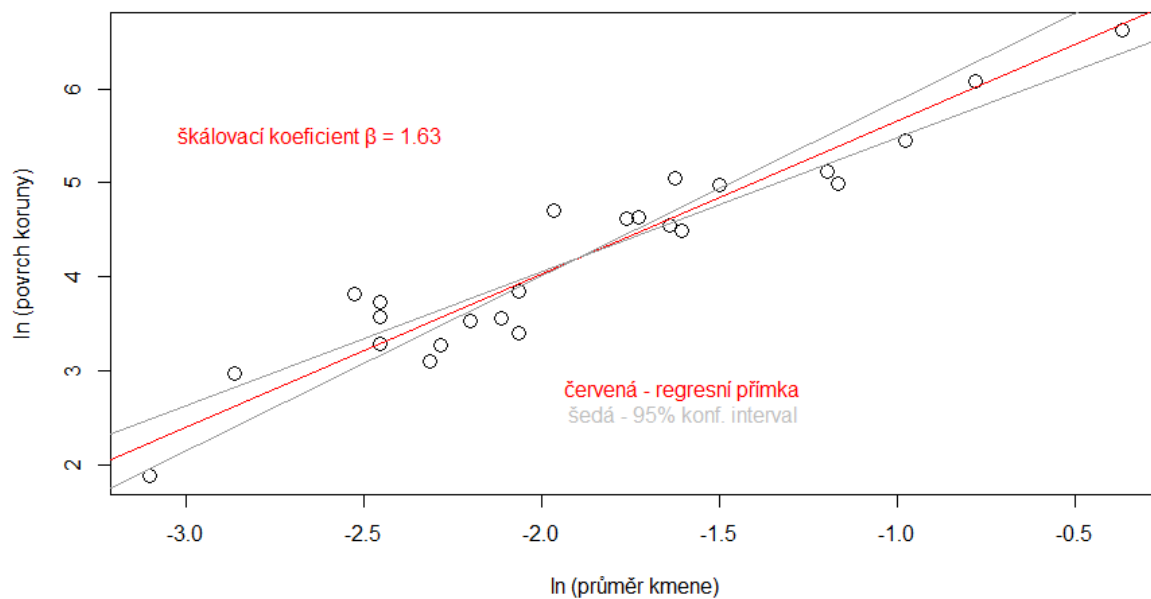
Na Obrázku 19 vidíme graf modelu č. 1, který je signifikantní (pod hranicí p-hodnoty = 0.05). Směrnice přímky vychází 1055; kde 95% CI = 923 až 1188.



Obrázek 20 Graf lineární závislosti přír. logaritmu povrchu koruny na přír. logaritmu průměru kmene, regresní metoda OLS (Ordinary Least Squares)

Na Obrázku 20 vidíme model č. 2, který je signifikantní, tj. pod hranicí 0.05 p-hodnoty, a poskytuje škálovací koeficient 1.55; kde 95% CI = 1.33 až 1.77. Můžeme si povšimnout, že škálovací koeficient nevychází 2, ale spíše velmi blízko hodnotě $3/2$.

Graf závislosti přír. logaritmu povrchu koruny na přír. logaritmu průměru kmene, $R^2 = 0.91$



Obrázek 21 Graf lineární závislosti přír. logaritmu povrchu koruny na přír. logaritmu průměru kmene, regresní metoda SMA/RMA (Standard Major Axis / Reduced Major Axis)

Na Obrázku 21 vidíme graf modelu č. 3, který dává škálovací koeficient 1.63; kde 95% CI = 1.42 až 1.86. Model 1.1. se zahrnutým kvadratickým členem (celé v nelogarithmované formě), vyšel celý signifikantně, až na p-hodnotu interceptu ($R^2 = 0.97$).

Tabulka 4 Výsledky analýzy hypotézy "koruny - prostředí" - výsledky mnohorozměrné regrese s osami z PCA

člen	odhad	stř -ední chyba průměru	sta -tistika	p -hodnota
(Intercept)	6.69	0. 45	5. 05	7.29 *10 ⁻¹¹
ln (průměr kmene)	1.36	0. 22	.2 83	1.09 *10 ⁻⁵
osa z PCA 1	-0.23	0. 21	1. 12	0.28 3
osa z PCA 2	-0.10	0. 19	0. 53	0.60 0
ln (průměr kmene) : osa z PCA 1	-0.09	0. 09	1. 01	0.32 5
ln (průměr kmene) : osa z PCA 2	-0.09	0. 11	0. 89	0.40 0
osa z PCA 1 : osa z PCA 2	-0.12	0. 14	0. 83	0.42 0
ln (průměr kmene) : osa z PCA 1 : osa z PCA 2	-0.03	0. 07	0. 47	0.64 6

V Tabulce 4 se zaměřujeme na neprůkaznost všech členů, do kterých „mluví“ prostředí, v našem modelu reprezentované prvními dvěma osami z PCA provedené na environmentálních prediktorech.

4. Diskuse

Cílem mojí studie bylo prozkoumat universalitu a variabilitu škálovacích vztahů u stromů. Výsledky vedou naše poznání spíše směrem k větší variabilitě alometrie u stromů, což ovšem neznamená, že zároveň vylučujeme její universalitu.

Z hypotéz týkajících se korun se potvrdila hypotéza „koruny – prostředí“, kde se ukázalo, že prostředí nemá na škálovací vztah průkazný vliv, což tvrdila i dřívější vědecká literatura. Oproti tomu na vztah průměr – výška stromu (hypotéza „výšky – prostředí“) má prostředí zjevně vliv průkazný. Ani jednu hypotézu obsahující ve své formulaci škálovací koeficient jsem nepotvrdil, nicméně jsem ukázal, že mezi našimi klíčovými proměnnými (průměr – výška stromu, průměr – biomasa listoví stromu) je mocninná závislost.

Na Obrázcích 5 a 8 vidíme výraznou patrnost v rozdělení výšek stromů a povrchů korun. Skoro jakoby se zdálo, že můžeme u našeho vzorku, potažmo u bříz *Betula spp.*, uvažovat na optimální nebo ideální výšku stromu a optimální či ideální povrch koruny. Průměry nic takového nevykazují. Vyrostla by ve skleníku většina stromů takto? (autor myšlenky pan Jakub Neumann) Je to projev, anebo příčina mocnné závislosti, kterou vidíme na Obrázcích 15 a 21? Zřejmě zde existuje zároveň universální patrnost (bylo by zajímavé prozkoumat, jaké mají stromy konvergující k pozorované „ideální výšce“ či „ideálnímu povrchu“ koruny konkrétní škálovací koeficienty), a zároveň velká variabilita způsobená lokální adaptací na prostředí (Vasseur et al., 2018).

Hypotéza „škálovací koeficient – výšky“ byla potvrzena částečně. Ukázalo se, že vztah mezi průměrem a výškou stromu svazuje zřejmě mocninná závislost, nicméně se nepotvrdila ani jedna z hodnot exponentu (škálovacího koeficientu) této závislosti. Model mechanický (kap. 1.2.1.1.) a růstově-hydraulický (kap. 1.2.1.2.) postulují škálovací koeficient $\beta = 2/3$, zatímco model trvalého namáhání (kap. 1.2.1.3.) tvrdí, že $\beta = 2$ až 3. My jsme zkoumali hodnotu koeficientu dvěma odlišnými regresními metodami. Za více relevantní považuji RMA regresi, protože je doporučena prací *The interpretation of stem diameter–height allometry in trees: biomechanical constraints, neighbour effects, or biased regressions?* (Henry & Aarssen, 1999) a také proto, že už v počátcích práce jsme vedli s mou školitelkou Irenou a konzultantem

Arnoštem diskusi na tím, jestli lze v našem případě vůbec mluvit o tom, co je závislá proměnná a co prediktor.

Když se tedy zamyslíme na hodnotou, kterou nám poskytla RMA regrese: škálovací koeficient $\beta = 0.84$; 95% CI = 0.76 až 0.92, vidíme v první řadě, že tato hodnota se nejvíce blíží modelu mechanickému či modelu růstově-hydraulickému, tedy modelům, které postulují $\beta = 2/3$. Také skoro odpovídá hodnotě škálovacího koeficientu stanoveného paní Antinovou a kol. (2013) pro užší stromy. Bohužel nedokáží rozklíčovat, jestli je za nepotvrzením hypotézy stojí statistická chyba, nedokonalost teoretických modelů, nedokonalost v četbě literatury nebo něco dalšího.

Každopádně, pokud bych měl mezi zmíněnými modely volit, tak za nejlepší považuji model růstově-hydraulický (snad ne pouze pro osobní slabost pro metabolickou teorii), a to proto, že Euler-Greenhillova rovnice modelu mechanického stanovuje, alespoň v mém pochopení, pouze kritickou výšku, které stromy vlastně nikdy nedosahují (kvůli adaptaci na prostředí). Zatímco model růstově-hydraulický je lépe kalibrován skrze své alometrické konstanty. Připomeňme jeho rovnici, která je složitější, ale pravděpodobně v tomto případě tím lepší: $H = k_5 D^{2/3} - k_6$, kde H je výška, D je průměr a k_5 a k_6 jsou alometrické konstanty. Když totiž tuto rovnici logaritmuje vzniká v závislosti na hodnotě k_6 složitější útvar než jen přímka. Pro malá D pak totiž log-log závislost není lineární, ale konvexní a až pro velké D konverguje ke $2/3$. Tvar konvexní křivky je pro malá D podle autorů růstově-hydraulického modelu (Niklas & Spatz, 2004) určen jak druhově i vnitrodruhově specifickými *biomass partitioning patterns* (souhrnně vyjádřeny konstantou k_6), tak tím, jak druhy alokují biomasu v závislosti na jejich morfologických, anatomických, ekofyziologických odpovědích na různá prostředí. Našimi daty (viz Obrázek 15) jsme sice na log-log škále proložili regresní přímky, ale při pohledu na datový oblak si snadno dovedeme představit, že by mělo být možné proložit i křivku, ať už v malých průměrech konvexní případně dokonce ve vysokých průměrech konkávní? Neboť je pozoruhodné, že kromě zakřivení datového oblaku u malých průměrů se zdá, že vidíme drobné zakřivení či řekněme saturaci i u vysokých průměrů. První zakřivení odpovídá modelu růstově-hydraulickému, druhé už ne, pro vysoké průměry model růstově-hydraulický postuluje konvergenci k přímce o sklonu $2/3$. Tento způsob fitu dle modelu růstově-hydraulického jsme už neudělali, bohužel pro nedostatek času a energie. Dle mého je ale právě tento směr zásadní pro budoucí výzkum. Měli bychom dále zkoumat právě

alometrické konstanty kalibrující / vtělující universální patrnosti do reality, viz např. výše zmíněná konstanta k_6 .

Je dobře známo, že *Betula spp.* je velmi důležitým rodem mezi pionýrskými rostlinami, které vydrží opravdu mnoho, osidlují stanoviště s dostatkem světla a s raným stádiem sukcese (URL 2). A proto můžeme možná uvažovat v intencích modelu růstově-hydraulického tak, že její *biomass partitioning patterns* (konstanta k_6) plus její vysoká adaptibilita na skoro jakékoliv prostředí společně pracují tím způsobem, že skrývají predikovanou dvoutřetinovou patrnost, a tedy vychází škálovací koeficient 0.84 a ne 2/3. Nevím ovšem, zda to tak je. Tato myšlenka je pouze hypotetická a je třeba ji ověřit. A tudíž by se budoucí studie mohly pokusit pěstovat stromy v kontrolovaném prostředí, např. ve skleníku, čímž by se mohlo prokázat, zda vůbec universální dvoutřetinová patrnost vlastně je platná. Klíčovým by se samozřejmě také mohlo ukázat zahrnutí genetické variability stromů.

Hypotéza „aditivní intercept“ přinesla také zajímavý výsledek, který trochu problematizuje teoretické alometrické modely, neboť se ukázalo, že škálovací koeficient opravdu záleží na tom, v jaké výšce průměr stromu měříme. Možná by skutečně nebyl úplně špatný nápad stanovit, v jaké relativní části výšky průměr měřit, a až potom se zabývat škálovacím vztahem. Na našem vzorku koeficient klesá s rostoucí výškou průměru. Kdybychom měřili ještě o trochu výše, možná bychom se dostali i k dvěma modely predikované hodnotě koeficientu 2/3.

Ani hypotéza „výšky – prostředí“ nebyla potvrzena. Ke stejným výsledkům, tedy k nepotvrzení predikovaných 2/3 vysvětlenému vlivem prostředí, dospěla ale celá řada autorů před námi, za všechny paní Hulshofová a kol. (2015), pro další práce viz kapitolu 1.2.2.

Co by mohlo vysvětlovat patrnosti, které vidíme na obrázcích 16 a 17? Zaměříme-li se na vliv latitudy, mohl by to být např. stabilní stres v podobě větru, který v oceanických oblastech (sever a jih našeho latitudinálního gradientu) může být silnější a častější, a tak sráží škálovací koeficient do nižších hodnot. Tedy stromy jsou v těchto latitudách (nejnižších a nejvyšších našeho gradientu) méně vysoké proti svému průměru než jinde. Co se týče vlhkostního gradientu z Obrázku 17 je spíše záhadou, co by za trendem mohlo stát za příčinu.

Snad nižší osvit v případě vysokých srážek? (Graham et al., 2003) Další možnost je lámání stromu kvůli nečekaně vysokým sněhovým srážkám.

A konečně i mnohorozměrná OLS regrese s PCA osami ukázala, že prostředí má na alometrický vztah relativně dost průkazný vliv.

Co se týče hypotézy „koruny“, tak její podhypotéza „škálovací koeficient – koruny“ potvrzena nebyla. Škálovací koeficient na našem vzorku vyšel 1.55, nikoliv 2, jak postuluje práce vycházející z metabolické teorie (Niklas & Enquist, 2002). Proč tomu tak je? To spíše nevíme. Zatímco druhá podhypotéza potvrzena byla: vliv prostředí nevychází v mnohorozměrné regresi jako signifikantní, což potvrzuje zjištění paní Cécile Antinové (Antin et al., 2013), jejíž studie ukazuje, že alometrické vztahy týkající se korun jsou stabilnější vůči prostředí než alometrický vztah průměr – výška stromu. Abychom však nepodlehli oslnění tímto výsledkem, je třeba přiznat, že odhad povrchu koruny stromu jistě nebyl dokonale přesný a také náš metodický předpoklad, že biomasa listoví škáluje proporcionálně s povrchem koruny, nemusel být zcela pravdivý. Pokud však hypotézu přijímáme jako pravdivou, dovolil bych si spekulovat takto: výška je plastičtější parametr, jehož nedostatky lze kompenzovat například širší korunou, nicméně parametr koruny, jakým je biomasa listoví už zcela přímo souvisí s fotosyntetickou aktivitou stromu, na které si strom nemůže za žádných okolností dovolit šetřit.

Pokud mohu chvíli být osobní, tak pro mne nejzajímavějším nápadem, který jsem při práci dostal, je něco jako možná, byť jistě biologicky kostrbatá, podobnost mezi Obrázkem 1 a schématy, které jsem vídal v knize studované mým tatínkem *Jako v nebi, tak i na zemi. Náčrt trinitární teologie* (Pospíšil C. V., 2017). Tento nápad by případně mohl i trochu konvenovat s myšlenkou významného františkánského světce sv. Bonaventury z Bagnoregia, biskupa-kardinála a učitele církve (1221-1274), který zřejmě ve svém spisu *Itinerarium mentis in Deum*., česky *Putování mysli do Boha*., (zatím jsem ho vůbec nenastudoval) psal o tom, že celé Stvoření nese „stopy“ Boha, totiž Nejsvětější Trojice. Tak asi tolik k universálním patrnostem.

5. Závěr

Tato naše studie potvrzuje spíše partikulární variabilitu nežli universální stabilitu alometrie u stromů. Spíš také platí, že parametry stromů jako průměr-výška a průměr-biomasa listoví jsou spojeny mocninnou závislostí, jejíž exponent (škálovací koeficient) je ale výrazně variabilní. Potvrdilo se zjištění z jiné práce, a to sice, že vztah mezi průměrem a výškou stromu je na vliv okolního prostředí citlivější než vztah mezi průměrem stromu a biomasou listoví.

Další práce by měly pracovat s větším počtem stromů, zahrnout další parametry prostředí a přesněji, např. za pomoci nových technologií jako je LIDAR (Light Detection And Ranging), odhadnout parametry koruny. Další výzkum škálovacích vztahů u stromů může mít velký význam i pro sestavování uhlíkových rozpočtů.

Zdroje

URL1: <https://en.wiktionary.org/wiki/allo-#English>

<https://en.wiktionary.org/wiki/-metry#English>

<https://en.wiktionary.org/wiki/isometry#English>

URL2: <https://en.wikipedia.org/wiki/Birch>

Anderson-Teixeira et al. (2014) and WorldClim (<http://www.worldclim.org>; Hijmans et al., 2005)

Antin, C., Péliissier, R., Vincent, G., & Couteron, P. (2013). Crown allometries are less responsive than stem allometry to tree size and habitat variations in an Indian monsoon forest. *Trees - Structure and Function*, 27(5), 1485–1495. <https://doi.org/10.1007/S00468-013-0896-7/TABLES/2>

Banin, L., Feldpausch, T. R., Phillips, O. L., Baker, T. R., Lloyd, J., Affum-Baffoe, K., Arets, E. J. M. M., Berry, N. J., Bradford, M., Brien, R. J. W., Davies, S., Drescher, M., Higuchi, N., Hilbert, D. W., Hladik, A., Iida, Y., Salim, K. A., Kassim, A. R., King, D. A., ... Lewis, S. L. (2012). What controls tropical forest architecture? Testing environmental, structural and floristic drivers. *Global Ecology and Biogeography*, 21(12), 1179–1190. <https://doi.org/10.1111/J.1466-8238.2012.00778.X>

Blanchard, E., Birnbaum, P., Ibanez, T., Boutreux, T., Antin, C., Ploton, P., Vincent, G., Pouteau, R., Vandrot, H., Hequet, V., Barbier, N., Droissart, V., Sonké, B., Texier, N., Kamdem, N. G., Zebaze, D., Libalah, M., & Couteron, P. (2016). Contrasted allometries between stem diameter, crown area, and tree height in five tropical biogeographic areas. *Trees - Structure and Function*, 30(6), 1953–1968. <https://doi.org/10.1007/S00468-016-1424-3/METRICS>

Bohlman, S., & O'brien, S. (2006). Allometry, Adult Stature and Regeneration Requirement of 65 Tree Species on Barro Colorado Island, Panama. *Source: Journal of Tropical Ecology*, 22(2), 123–136. <https://doi.org/10.1017/S0266467405003019>

Dean, T. J., & Long, J. N. (1986). Validity of constant-stress and elastic-instability principles of stem formation in *Pinus contorta* and *Trifolium pratense*. *Annals of Botany*, 58(6), 833–840. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087265>

- Enquist, B. J., & Niklas, K. J. (2002). Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants. *Science*, 295(5559), 1517–1520. https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1066360/SUPPL_FILE/2ENQUISTWT2.PDF
- Enquist, B. J., West, G. B., & Brown, J. H. (2009a). Extensions and evaluations of a general quantitative theory of forest structure and dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(17), 7046–7051. <https://doi.org/10.1073/pnas.0812303106>
- Enquist, B. J., West, G. B., & Brown, J. H. (2009b). Extensions and evaluations of a general quantitative theory of forest structure and dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(17), 7046–7051. <https://doi.org/10.1073/pnas.0812303106>
- Graham, E. A., Mulkey, S. S., Kitajima, K., Phillips, N. G., & Wright, S. J. (2003). Cloud cover limits net CO₂ uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(2), 572–576. <https://doi.org/10.1073/PNAS.0133045100/ASSET/097FCEA4-C8D8-459F-A613-CBAD94A80C55/ASSETS/GRAPHIC/PQ0133045004.JPEG>
- Henry, H. A. L., & Aarssen, L. W. (1999). The interpretation of stem diameter–height allometry in trees: biomechanical constraints, neighbour effects, or biased regressions? *Ecology Letters*, 2(2), 89–97. <https://doi.org/10.1046/J.1461-0248.1999.22054.X>
- Hulshof, C. M., Swenson, N. G., & Weiser, M. D. (2015a). Tree height-diameter allometry across the United States. *Ecology and Evolution*, 5(6), 1193–1204. <https://doi.org/10.1002/ece3.1328>
- Hulshof, C. M., Swenson, N. G., & Weiser, M. D. (2015b). Tree height-diameter allometry across the United States. *Ecology and Evolution*, 5(6), 1193–1204. <https://doi.org/10.1002/ECE3.1328>
- Kleiber, M. (1932). Body size and metabolism. *Hilgardia*, 6(11), 315–353. <https://doi.org/10.3733/HILG.V06N11P315>
- Kohyama, T., Suzuki, E., Partomihardjo, T., Yamada, T., & Kubo, T. (2003). Tree species differentiation in growth, recruitment and allometry in relation to maximum height in a Bornean mixed dipterocarp forest. *Journal of Ecology*, 91(5), 797–806. <https://doi.org/10.1046/J.1365-2745.2003.00810.X>

- McMahon, T. (1973). Size and Shape in Biology. *Science*, 179(4079), 1201–1204. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.179.4079.1201>
- Muller-Landau, H. C., Condit, R. S., Chave, J., Thomas, S. C., Bohlman, S. A., Bunyavejchewin, S., Davies, S., Foster, R., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Harms, K. E., Hart, T., Hubbell, S. P., Itoh, A., Kassim, A. R., LaFrankie, J. V., Lee, H. S., Losos, E., Makana, J. R., ... Ashton, P. (2006). Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests. *Ecology Letters*, 9(5), 575–588. <https://doi.org/10.1111/J.1461-0248.2006.00904.X>
- Niklas, K. J. (2004). Plant allometry: Is there a grand unifying theory? In *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* (Vol. 79, Issue 4, pp. 871–889). <https://doi.org/10.1017/S1464793104006499>
- Niklas, K. J., & Enquist, B. J. (2001). Invariant scaling relationships for interspecific plant biomass production rates and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(5), 2922–2927. <https://doi.org/10.1073/PNAS.041590298>
- Niklas, K. J., & Enquist, B. J. (2002). On the Vegetative Biomass Partitioning of Seed Plant Leaves, Stems, and Roots. *Https://Doi.Org/10.1086/339459*, 159(5), 482–497. <https://doi.org/10.1086/339459>
- Niklas, K. J., & Spatz, H. C. (2004). Growth and hydraulic (not mechanical) constraints govern the scaling of tree height and mass. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(44), 15661–15663. <https://doi.org/10.1073/pnas.0405857101>
- THOMSON, J. A. (1917). On Growth and Form. *Nature 1917 100:2498*, 100(2498), 21–22. <https://doi.org/10.1038/100021a0>
- Van Gelder, H. A., Poorter, L., & Sterck, F. J. (2006). Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist*, 171(2), 367–378. <https://doi.org/10.1111/J.1469-8137.2006.01757.X>
- Vasseur, F., Exposito-Alonso, M., Ayala-Garay, O. J., Wang, G., Enquist, B. J., Vile, D., Violle, C., & Weigel, D. (2018). Adaptive diversification of growth allometry in the plant *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(13), 3416–3421. <https://doi.org/10.1073/PNAS.1709141115/-/DCSUPPLEMENTAL>

West, G. B., Brown, J. H., & Enquist, B. J. (1997). A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276(5309), 122–126.
<https://doi.org/10.1126/science.276.5309.122>