

**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 dne 29.04.2025

.....

Jakub Houška

## Poděkování

Rád bych poděkoval paní školitelce Mgr. Ireně Šimové Ph.D. a svému konzultantovi RNDr. Mgr. Arnoštu L. Šizlingovi Ph.D. za cenné rady, připomínky, zkušenosti, čas a velkou ochotu a trpělivost, které mi během zpracování mé závěrečné práce věnovali. Velmi děkuji doc. Petru Pokornému, Ph.D. a Arnoštu Leoši Šizlingovi za poskytnutá data. Děkuji prof. RNDr. Tomáši Herbenovi, CSc a RNDr. Jiřímu Hadravovi, Ph.D za výraznou pomoc s analýzou dat. Velký dík patří mé rodině a všem přátelům (také komunitě RH), kteří mi byli po čas práce oporou a pomocí. Moc děkuji také svým studijním konzultantům Romanu Žižlavskému a Oliveru Borárošovi a paní Jitce Černé. A největší dík posílám 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 býti 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 address 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 a její testování .....	3
1.2.1.	Teorie k hypotézám týkajícím se vztahu mezi průměrem a výškou stromu.....	3
1.2.2.	Empirický výzkum hypotéz týkajících se vztahu mezi průměrem a výškou stromu .....	6
1.2.3.	Pár teoretických slov k hypotéze „aditivní intercept“ .....	8
1.2.4.	Teorie k hypotézám týkajícím se vztahu mezi průměrem a biomasou listoví stromu .....	9
1.2.5.	Empirický výzkum hypotéz týkajících se vztahu mezi průměrem a biomasou listoví stromu .....	9
2.	Metody .....	10
3.	Výsledky .....	14
3.1.	Charakteristiky nasbíraného souboru dat .....	14
3.2.	Výsledky testování hypotéz týkajících se vztahu mezi průměrem a výškou stromu.....	18
3.2.1.	Výsledky testování hypotézy „aditivní intercept“ .....	25
3.3.	Výsledky testování hypotéz týkajících se vztahu mezi průměrem a biomasou listoví stromu .....	26
4.	Diskuse.....	29
5.	Závěr .....	33
	Zdroje: .....	34

# 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 člancích z roku 2009 (West et al., 2009; Enquist et al., 2009) 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. McMahon (1973) ve svém článku *Size and Shape in Biology* cituje pana Thompsona (1917) a jeho slavnou knihu *On Growth and Form*, která se věnuje něčemu jako „vědě o tvaru“. Sám McMahon (1973) pěkně píše v závěru své studie, že tato věda se ptá, jak přesně jsou organismy rozdílné a rozmanité, a zároveň podobné či stejné. To „stejně“ či „podobně“, 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.* (mix *Betula pendula* a *Betula pubescens*) ve Švédsku.

## 1.1. Hypotézy

V první kategorii hypotéz, která se věnuje vztahu mezi průměrem a výškou stromu, nacházíme tyto hypotézy (pro lepší pochopení viz Obrázek 1):

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

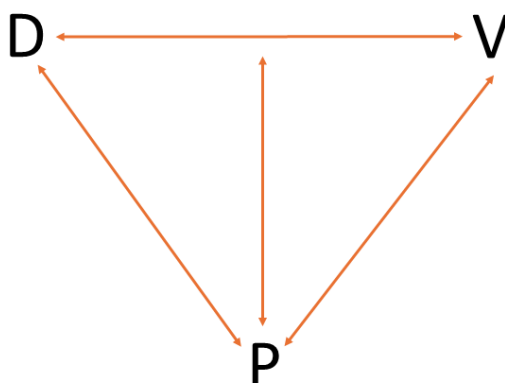
**Hypotéza „výšky - prostředí“**: Existuje universální vztah mezi průměrem a výškou stromu nezávislý na parametrech okolního prostředí.

**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 a její testování

### 1.2.1. Teorie k hypotézám týkajícím se vztahu mezi průměrem a výškou stromu

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 kapitoly 1.2.1.1., 1.2.1.2. a 1.2.1.3.) a rozsáhlá lesnická literatura (viz kapitolu 1.2.2.). Zkoumám hlavně to, jaký vztah mezi průměrem a výškou stromů je, a jak se mění v závislosti na prostředí, ve kterém strom roste (viz Obrázek 1).

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 logaritmicky transformovanou závislostí. Sklon regresní přímky nazýváme škálovací koeficient. Ve chvíli, kdy by vztah mezi netransformovaným 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 článcích se ale výrazně liší způsob odvození tohoto koeficientu. McMahon (1973) se 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 vystaveny 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  $\rho$  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-Greenhillových rovnic. Je zajímavé, že McMahon (1973) 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 (1973) 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 (1973) 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 (2004) své růstově-hydraulické pojetí. Jejich rovnice se mnoho neliší od Eulerovo-Greenhilovy 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 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-Greenhilovy 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 vypadá vztah takto:

$$L \propto D^{1/\alpha}/A.$$

Po dosazení za  $\alpha$  tedy vidíme, že škálovací koeficient podle tohoto modelu má hodnotu  $\beta = 2$  až  $3$ .

### 1.2.2. Empirický výzkum hypotéz týkajících se vztahu mezi průměrem a výškou stromu

Hulshof et al. (2015) zkoumali 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 vřezelost vysvětlovaly variabilitu v alometrii růstu (Hulshof et al., 2015). 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 (Hulshof et al., 2015). 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 osvit / expozici (Hulshof et al., 2015).

Dalším článkem zkoumajícím alometrickou variabilitu je práce Antin et al. (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  $2/3$  (Antin et al., 2013). 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 McMahon (1973) a článek Niklas & Spatz (2004) s ním pracuje i teoreticky a zřejmý je i zde. 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 Niklas & Spatz (2004). Antin et al. (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 kategorické proměnné výšky v dospělosti (4 velikostní kategorie), tak další kategorické 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 Blanchard et al. (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 navrhuje, že pozorovaná nestabilita alometrického vztahu může být způsobena změnou v alokaci uhlíku ve chvíli, kdy strom dosáhne přímého slunečního záření (Blanchard et al., 2016).

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) (Banin et al., 2012). Nejvyšší škálovací koeficient vykazovaly porosty asijské a africké, oproti nižším hodnotám koeficientu u lesů jihoamerických a australských

(Banin et al., 2012). 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 varibilitu, jež by mohla být vysvětlena biogeografickými rozdíly nebo jinými neměřenými faktory prostředí (Banin et al., 2012).

Ve studii zabývající se diferenciací druhů stromů v lese ostrova Borneo (Kohyama et al., 2003) zkoumali vliv osvitů 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 (Kohyama et al., 2003).

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 regrese 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 (Henry & Aarssen, 1999).

### 1.2.3. Pár teoretických slov k hypotéze „aditivní intercept“

Skrze testování tvrzení, že sklon regresní přímky fitované na logaritmicky transformovaná 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 hypotézám týkajícím se vztahu mezi průměrem a biomasou listoví stromu

Škálovací vztahy odvozené vědci zabývajícími se popisem (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 hypotéz týkajících se vztahu mezi průměrem a biomasou listoví stromu

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 (Muller-Landau et al., 2006). Práce Antin et al. (2013) to jen potvrzuje.

Tabulka 1 Škálovací koeficienty predikované a stanovené podle Antin et al. (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 Antin et al. (2013) (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 (Antin et al., 2013).

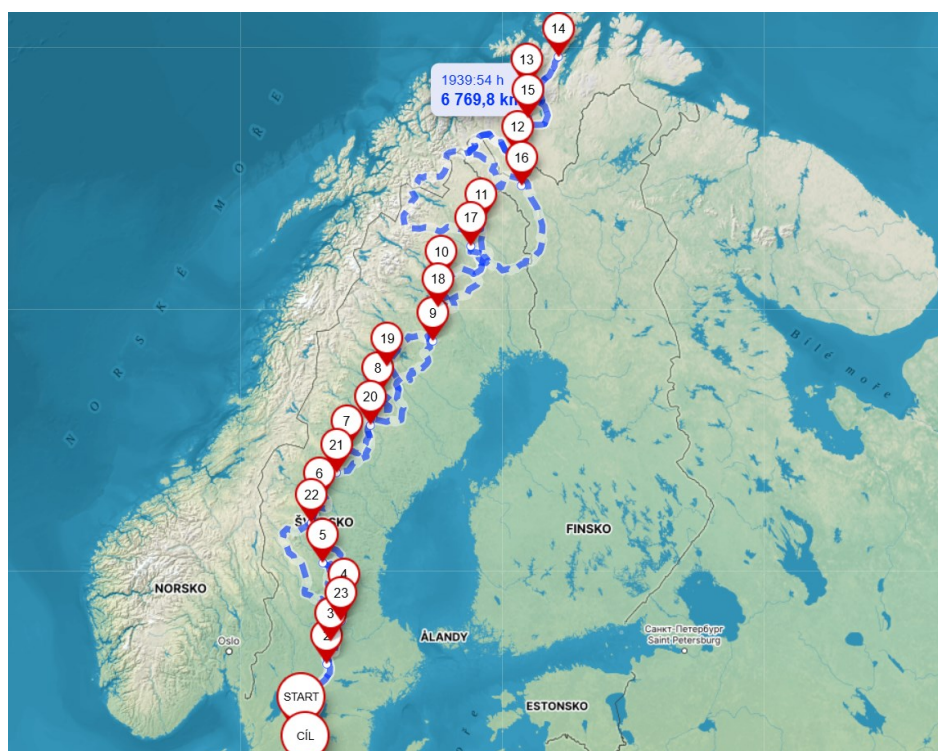
V souhrnu se tedy jak teoretické alometrické modely, tak výsledky jejich testování výrazně liší. A zřejmě není ani jasné, v jaké výšce vlastně měřit průměr stromu. A co se týče korun stromů, můžeme očekávat, že jejich škálovací vztah s průměrem bude více stabilní vůči vlivu prostředí. Já se v této diplomové 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 odfiltrvat 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 Petr Pokorný a Arnošt L. Šizling a kol. (včetně Jana Nováka) naměřili 75 stromů *Betula spp.* (mix *Betula pendula* a *Betula pubescens*) na 25 lokalitách severojižního transektu na území Švédska, Norska a Finska (viz Obrázek 2). Lokality na transektu byly od sebe vždy vzdáleny cca 50 km. Na každé lokalitě bylo vybráno několik stromů reprezentativních pro danou lokalitu. U každého stromu byla změřena laserovým dálkoměrem jeho výška, dále byly pásmem změřeny obvody kmene v různých výškách kmene (viz Obrázek 3). Z obvodů kmene byly spočteny průměry stromu v různých výškách. Stromy byly také 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 (1 litr hrabanky) před vysušením a po vysušení.

Za účelem studia alometrie průměru stromu a biomasy listoví jsem digitalizoval fotografie stromů, a to specifickým způsobem. Z každé lokality jsem vybral jeden strom kromě jedné lokality s nekvalitními fotografiemi (celkem 24 stromů), kde jsem nemohl vybrat žádný. Vybral jsem z každé lokality pouze jeden pro nedostatek času a také proto, že některé fotografie byly nedigitalizovatelné kvůli tomu, že stromy na nich byly v silně zapojeném porostu nebo měly zakrytý kmen. 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). Při těchto výpočtech byl přijat jednoduchý model koruny jako kužele, a povrch koruny tedy stanoven jako povrch kužele (opět 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 Rkern, 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), *stargazer* (Hlaváč, M., 2022), *patchwork* (Pedersen T., 2023) a *sjPlot* (Lüdecke D., 2024). Provedl jsem exploratorní analýzu především co se týče naměřených parametrů stromů.



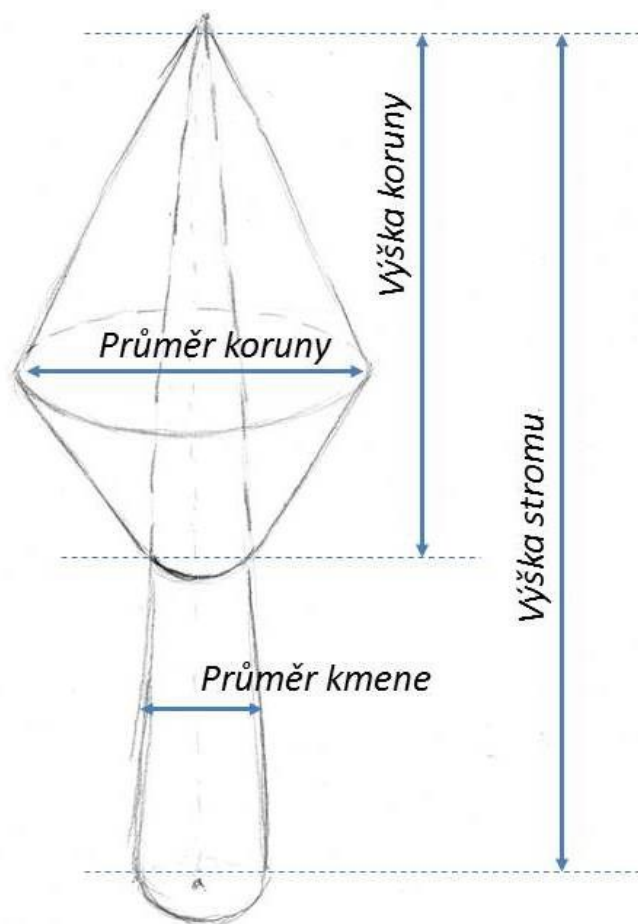
Obrázek 2 Mapa studovaných lokalit (vytvořeno přes server mapy.cz)



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 (v celé práci jsem pracoval výhradně s přirozeným logaritmem). Interpretací PCA jsme došli k závěru, že variabilitu v environmentálních datech dobře postihují tyto proměnné: latituda a minimální srážky. Nicméně je třeba přiznat, že vztahy mezi environmentálními prediktory jsou velmi komplexní. Latituda vykazuje vysokou korelaci s první osou z PCA, a zároveň celý sběr dat probíhal na výrazném latitudinálním gradientu, což přineslo unikátní strukturu datasetu. V teorii také zmiňuji, že s latitudou by se relativně předvídatelně mohlo měnit mnoho environmentálních parametrů. Proto jsem zvolil latitudu jako jednu z proměnných, se kterou jsem provedl analýzu tzv. „posuvné okno“. Druhou proměnnou,

kterou jsem do této analýzy použil, byly výše zmíněné minimální srážky, a to především proto, že dobře korelují, jak s první, tak s druhou osou z PCA. S těmito proměnnými jsem tedy provedl analýzy tzv. „posuvné okno“, tedy rozdělení dat do několika podsouborů (11 u latitudy a 15 u minimální vlhkosti) 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. U gradientu latitudy šlo o podsoubor stromů z lokalit na 57. - 61. stupni severní zeměpisné šířky, dále 58. - 62., pak 59. - 63. stupni atd. U gradientu minimální vlhkosti jsem pracoval s podsoubory stromů z lokalit o minimální vlhkosti 22 – 26 mm, pak 23 – 27 mm, 24 – 28 mm atd. 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.



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

K hypotéze „aditivní intercept“ jsem provedl RMA lineární regrese na vztahu mezi logaritmicky transformovanou výškou a logaritmicky transformovaným 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 mezi škálovacím koeficientem jakožto závislou proměnnou a výškou měření obvodu (průměru) jakožto prediktorem.

Co se týče hypotéz týkajících se vztahu mezi průměrem a biomasou listoví stromu, pojal jsem 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). Druhým důležitým předpokladem bylo, že listí se v koruně nachází právě především podél její povrchu, a není tedy rozprostřeno v objemu koruny rovnoměrně (to je v souladu s předpokladem práce West et al., (2009)). Posléze jsem provedl exploratorní analýsu dat zkoumající především rozdělení proměnných a následně fitoval dva regresní modely: OLS regresi na logaritmicky transformovaných datech a RMA regresi na logaritmicky transformovaných datech. A konečně velmi podobně jako u hypotézy „výšky – prostředí“ 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.

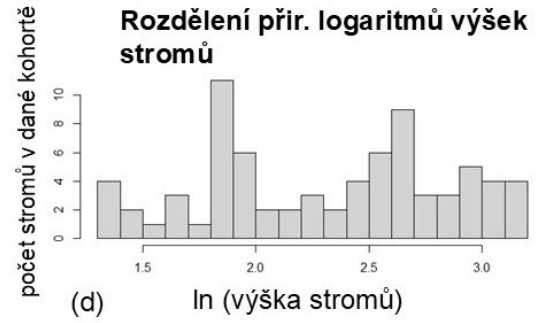
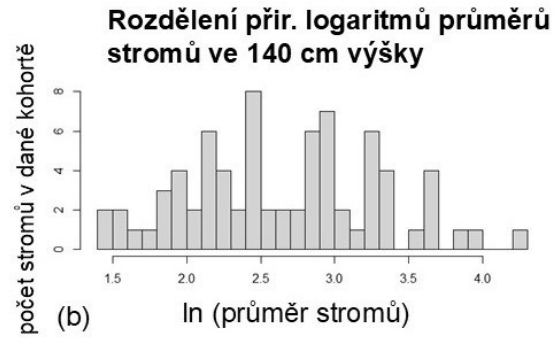
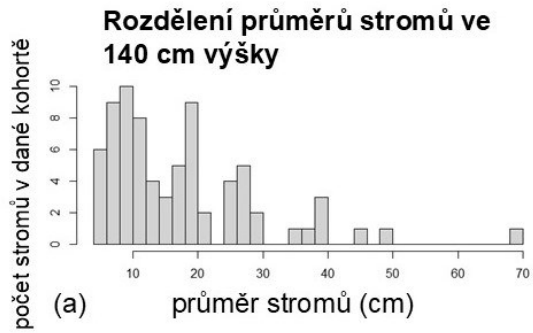
### 3. Výsledky

#### 3.1. Charakteristiky nasbíraného souboru dat

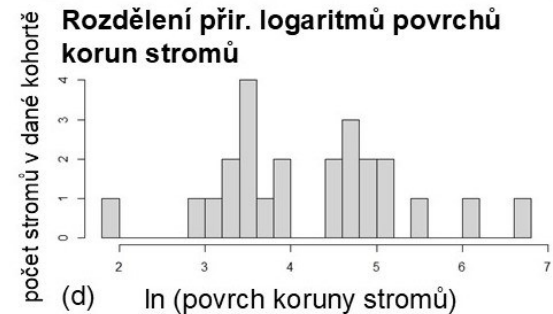
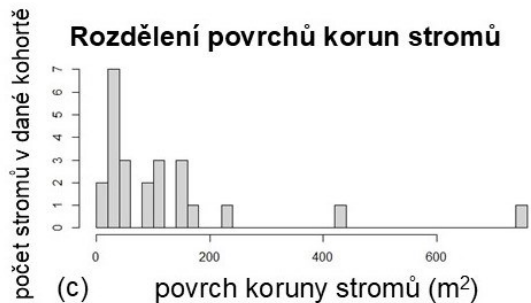
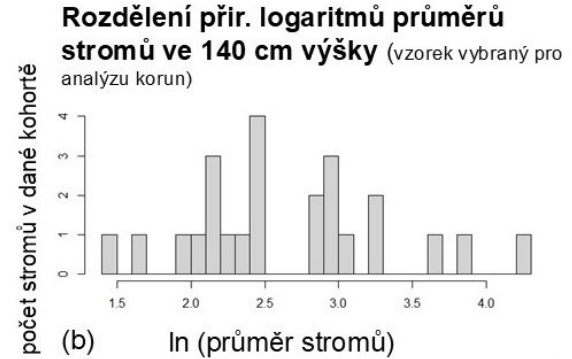
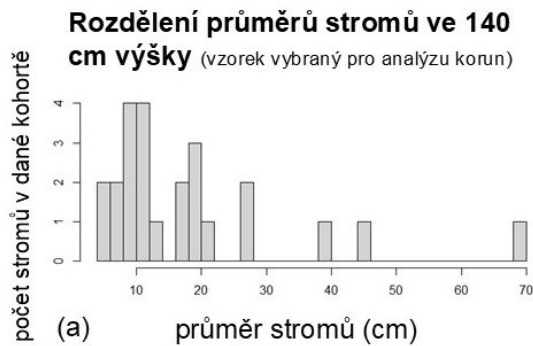
Pracoval jsem se 75 stromy *Betula spp.* na 25 lokalitách s cca 3 stromy na jednu lokalitu. Nejmenší strom měl výšku 3.80 m, nejvyšší 24.20 m a průměrná výška stromu byla 11.59 m. Nejvyšší strom měl ve svých 140 cm výšky 4.1 cm, průměrný průměr v této výšce byl 17.5 cm a nejširší strom v této výšce měl 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  $121.2 m^2$ .

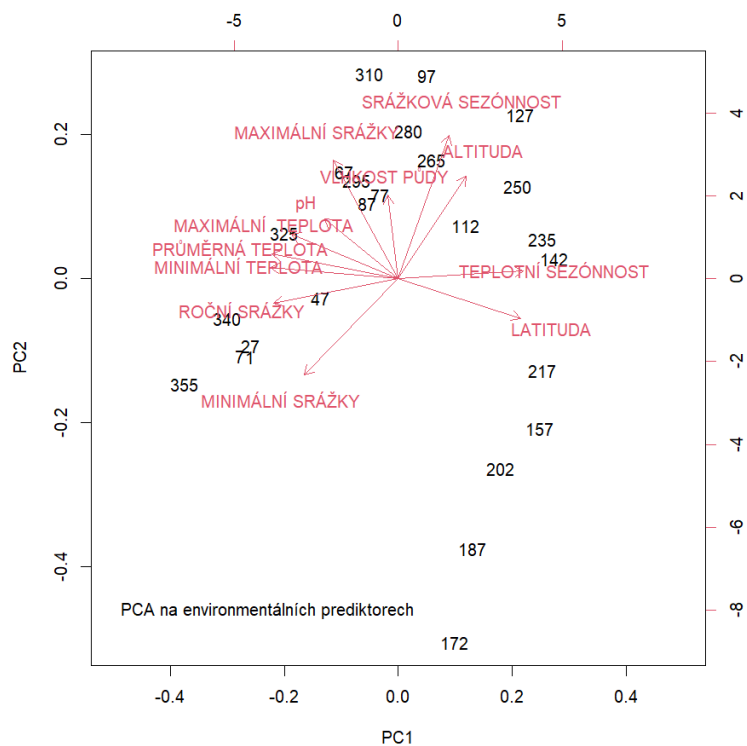
Korelace mezi výškou a průměrem stromu ve 140 cm vyšla 0.84. Korelace mezi povrchem koruny stromu a průměrem stromu ve 140 cm vyšla 0.97 (obě korelace uvádím na původní – netransformované – škále). Prozkoumal jsem také rozdělení základních proměnných (Obrázek 5 a 6). Výrazně nejčastěji se vyskytující výška stromů je mezi 6 - 7 m.



Obrázek 5 Rozdělení základních proměnných pro analýzu hypotéz zkoumajících alometrii výšky stromu; panel (b): průměr stromů (cm); panel (d): výška stromů (m)



Obrázek 6 Rozdělení základních proměnných pro analýzu hypotéz zkoumajících alometrii koruny stromu; panel (b): průměr stromů (cm); panel (d): povrch koruny stromů (m<sup>2</sup>)



Obrázek 7 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.

Tabulka 2 Podíl vysvětlené variability jednotlivými osami z PCA

osa z PCA	podíl vysvětlené variability
1	56.4 %
2	21.3 %
3	8.6 %

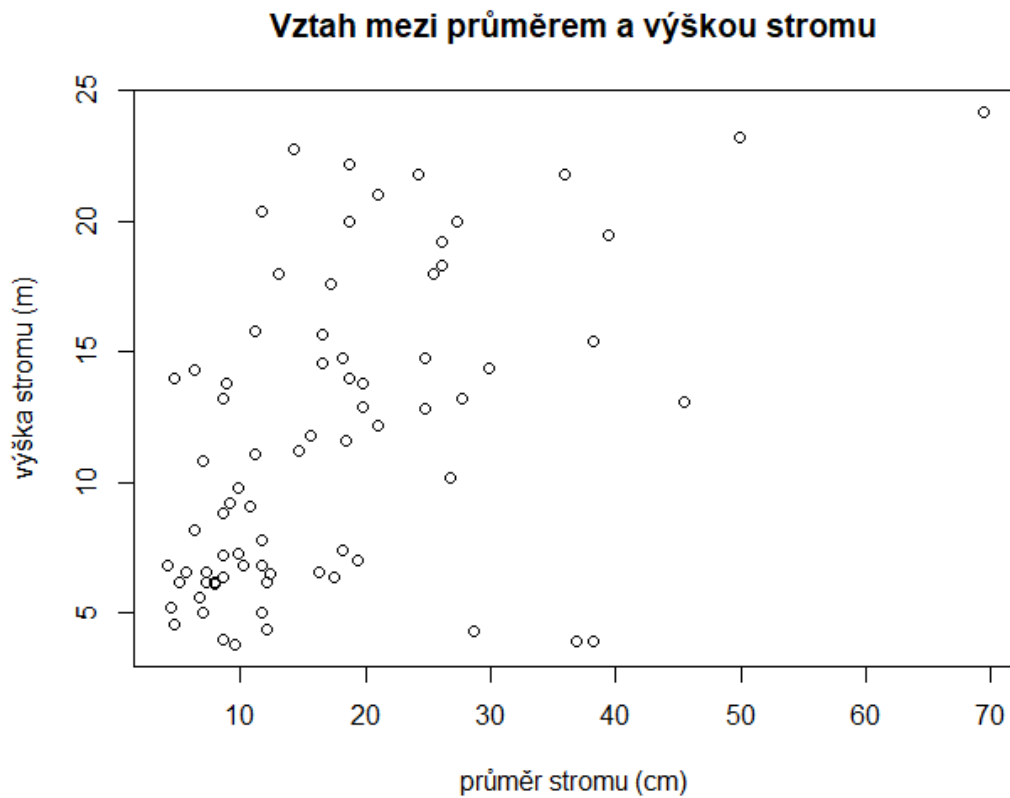
Tabulka 3 Korelace jednotlivých proměnných s osami z PCA

proměnná	korelace s jednotlivými osami z PCA		
	osa 1 z PCA	osa 2 z PCA	osa 3 z PCA
ROČNÍ SRÁŽKY	-0.956	-0.146	0.054
MINIMÁLNÍ SRÁŽKY	-0.717	-0.580	0.309
MAXIMÁLNÍ SRÁŽKY	-0.496	0.717	0.068
SRÁŽKOVÁ SEZÓNNOST	0.390	0.866	-0.287
PRŮMĚRNÁ TEPLOTA	-0.967	0.151	-0.157
MINIMÁLNÍ TEPLOTA	-0.977	0.068	-0.070
MAXIMÁLNÍ TEPLOTA	-0.819	0.269	-0.443
TEPLOTNÍ SEZÓNNOST	0.957	0.048	-0.107
LATITUDA	0.935	-0.240	0.154
ALTITUDA	0.516	0.620	0.187
pH	-0.566	0.364	0.451
VLHKOST PŮDY	-0.081	0.504	0.589

PCA provedená na environmentálních prediktorech (Obrázek 7 a Tabulka 2 a 3), ukazuje, že asi nejvíce pozitivně koreluje s hlavní osou teplotní sezónnost a latituda, zatímco nejvíce negativně s hlavní osou koreluje průměrná, maximální, minimální teplota a roční srážky. S druhou osou z PCA nejspíše pak nejvíce pozitivně koreluje vlhkost půdy, srážková sezónnost a altituda a nejvíce negativně minimální srážky. První osa vyjadřující hlavní gradient v environmentálních datech ve svých nízkých hodnotách představuje teplé a vlhké oblasti, a zároveň ve svých vysokých hodnotách chladnější a sezónně extrémnější oblasti. Druhá osa ukazuje rozdíl mezi vyrovnanými srážkami a sezónně výraznými oblastmi. Opět je ale třeba přiznat, že environmentální prediktory jsou ve velmi složitých vztazích, kterým ani po analýze PCA zcela nerozumíme.

### 3.2. Výsledky testování hypotéz týkajících se vztahu mezi průměrem a výškou stromu

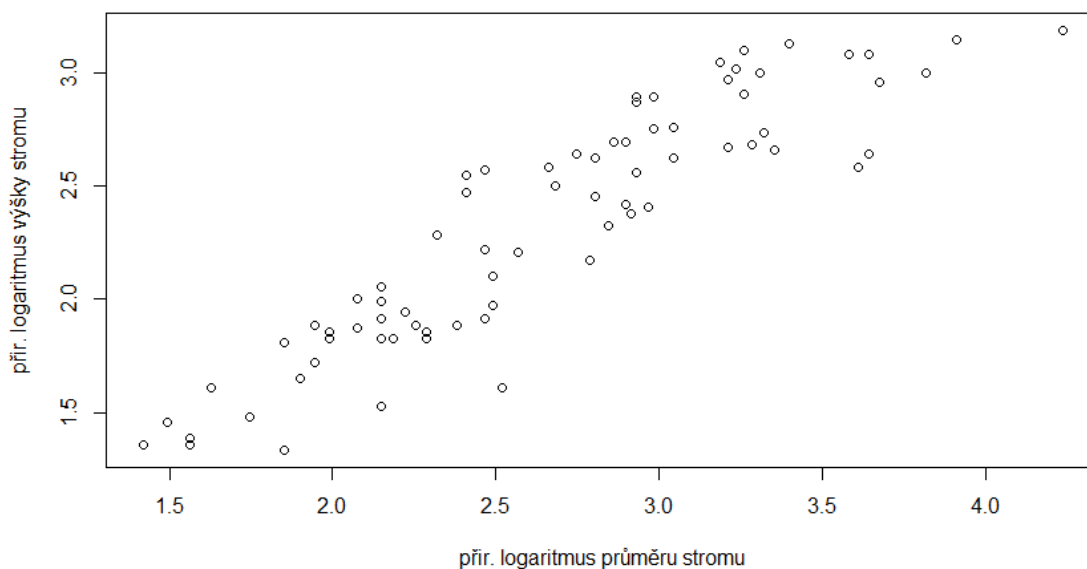
Před fitováním jakýchkoli modelů jsem nejprve provedl další exoratorní analysu. Zkoumal jsem vztah mezi průměrem a výškou stromu (Obrázek 8).



Obrázek 8 Graf vztahu mezi průměrem a výškou stromu

Zdá se, že čím jsou stromy vyšší, tím větší je také rozptyl jejich průměrů (Obrázek 8), což by možná mohlo potvrzovat úvahy o existenci „kritické/limitní výšky“, které stromy nikdy ale nedosahují.

### Korelace přír. logaritmu výšky stromu na přír. logaritmu průměru stromu ve 140 cm výšky

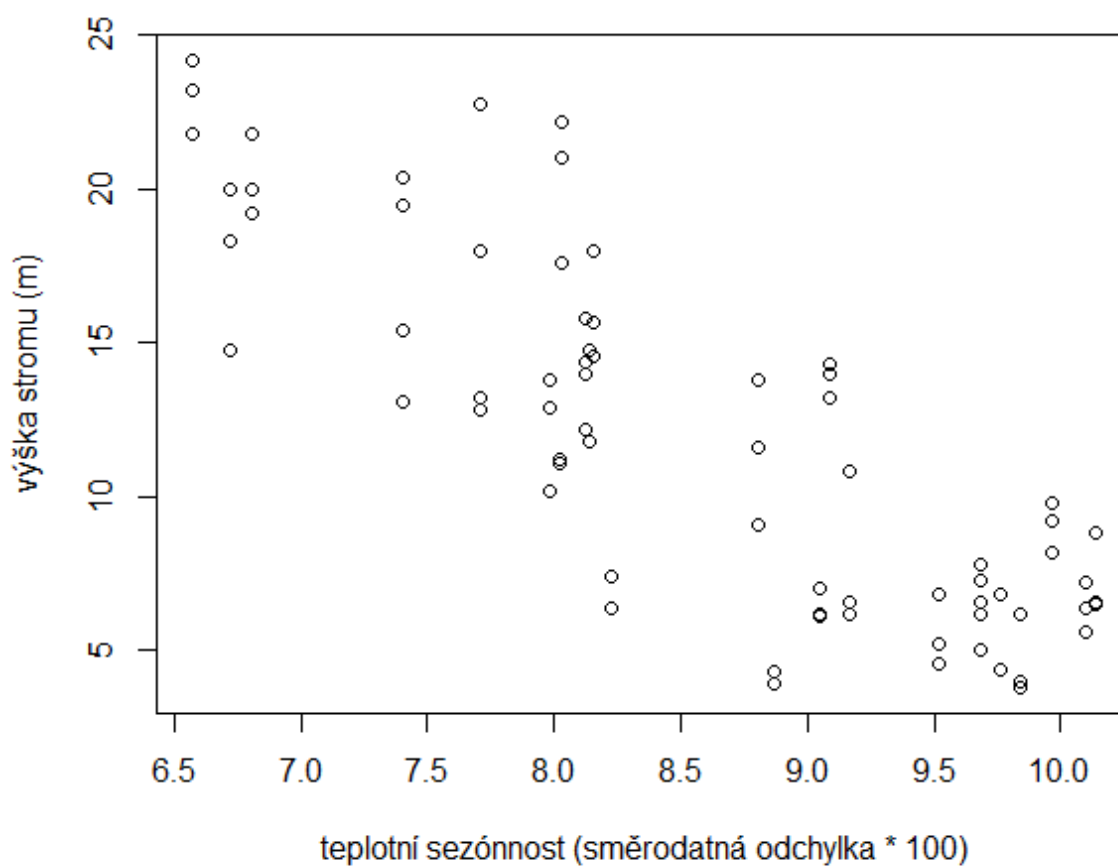


Obrázek 9 Graf korelace přír. logaritmu výšky stromu na přír. logaritmu průměru stromu ve 140 cm výšky; výška stromu (m), průměr stromu (cm)

Zajímala mne korelace základních proměnných vyskytujících se v analýze hypotéz týkajících se vztahu mezi průměrem a výškou stromu na ln-ln škále (Obrázek 9). Můžeme si povšimnout, že datový oblak je omezený spíše „shora“ než „zdola“, „zdola“ jakoby byla větší variabilita škálovacího koeficientu jednotlivých stromů (autor pozorování pan Jiří Hadrava). To nás opět vrací k myšlence ultimátní, cílové „kritické výšky“, které však často není dosaženo.

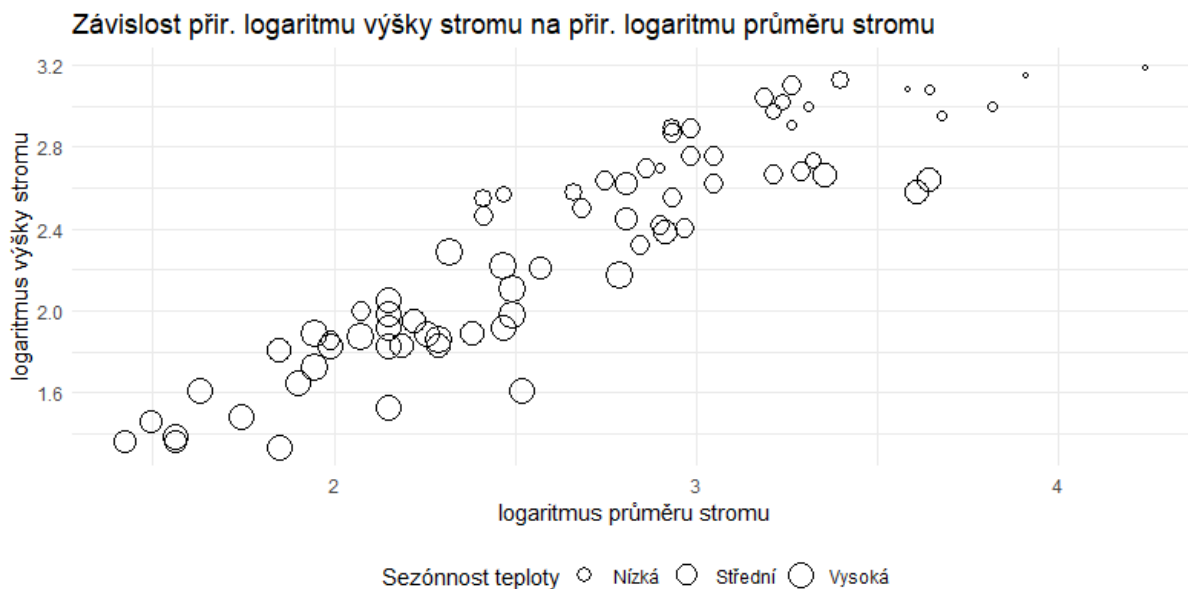
K exploratorní analýze jako jeden z dalších možných vhladů do mého datasetu ještě vztahují své základní proměnné (průměr stromu, potažmo jeho přír. logaritmus, a výšku stromu, potažmo její přír. logaritmus) a teplotní sezónnost (Obrázky 10 a 11), která vyšla jako jeden z významných environmentálních prediktorů v analýze PCA (viz kapitolu 4.1.) a také by mohla dobře postihovat rozdíl mezi přímořským a horským klimatem, jež by mohl na mém vzorku bříz být patrný (viz Obrázek 2).

## Závislost výšky stromu na teplotní sezónnosti



Obrázek 10 Graf závislosti výšky stromu na teplotní sezónnosti (tj. směrodatná odchylka spočtená na 12 hodnotách – 12 průměrných teplotách, jedné pro každý měsíc; pro lepší matematickou práci ještě násobeno jedním stem); teplotní sezónnost (°C)

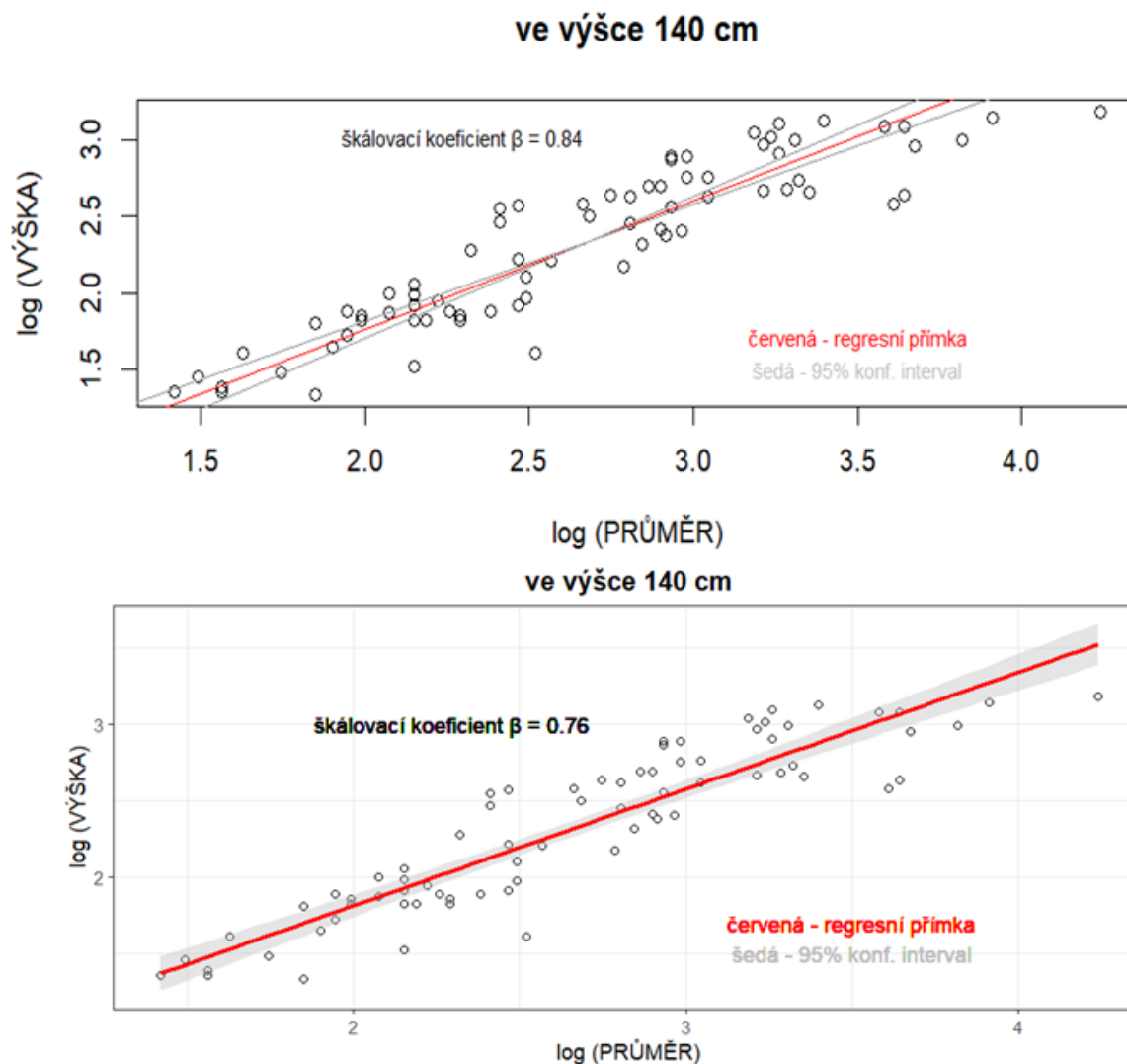
Objevil jsem jasnou negativní korelaci mezi teplotní sezónností a výškou stromu (Obrázek 10). Ukazuje se tedy, že minimálně s výškou stromu je teplotní sezónnost ve výrazném vztahu.



Obrázek 11 Graf závislosti přir. logaritmu výšky stromu na přir. logaritmu průměru stromu s vyznačeným indexem sezónnosti teploty; výška stromu (m), průměr stromu (cm);  
 $\text{index sezónnosti teploty} = (\text{sezónnost teploty} - \text{minimum sezónnosti teploty}) / (\text{maximum sezónnosti teploty} - \text{minimum sezónnosti teploty})$

Díky použitím indexu sezónnosti teploty můžeme uvažovat na to, že ty nejširší a nejvyšší stromy se vyskytují v podstatě pouze v místech s nízkou sezónností teploty (Obrázek 11). Sezónnost teploty tedy možná je ve vztahu jak s průměrem stromu, tak s výškou stromu, ne pouze s jeho výškou.

Po předběžné analýze se přesouváme k fitování lineárních modelů na logaritmicky transformovaná data.



Obrázek 12

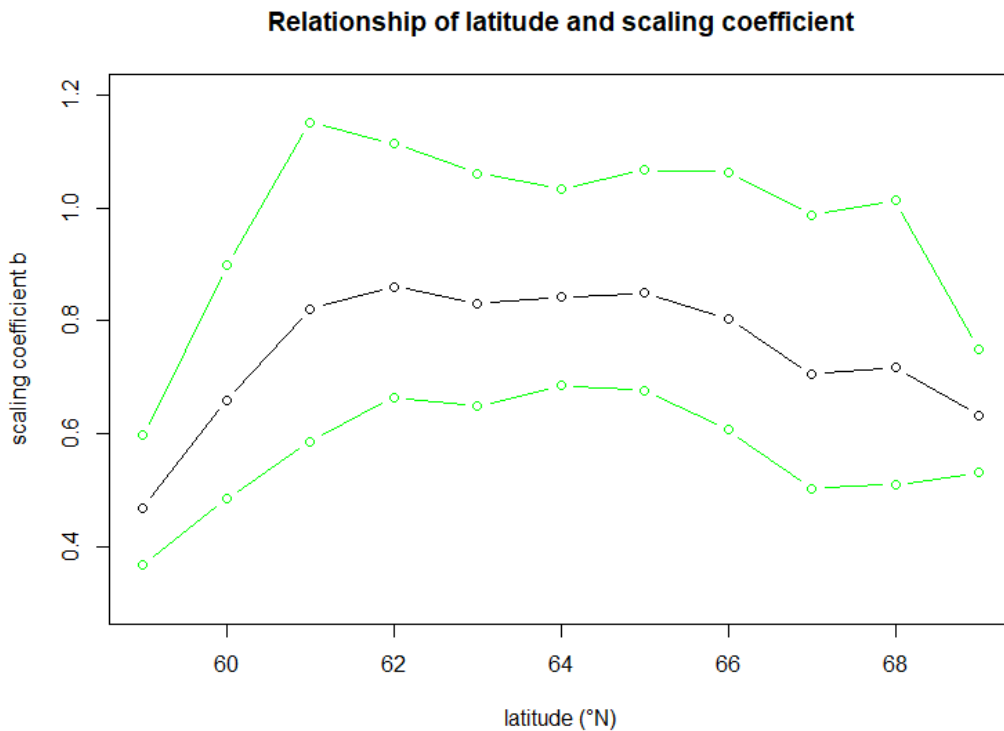
(a) Graf regresní (RMA) závislosti přir. logaritmu výšky stromu (m) na přir. logaritmu průměru stromu (cm) ve výšce 140 cm

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

výška (m), průměr (cm)

Odhad škálovacího koeficientu provedený dvěma metodami lineární regrese vyšel výrazně jinak než predikují teoretické práce (Obrázek 12). 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.

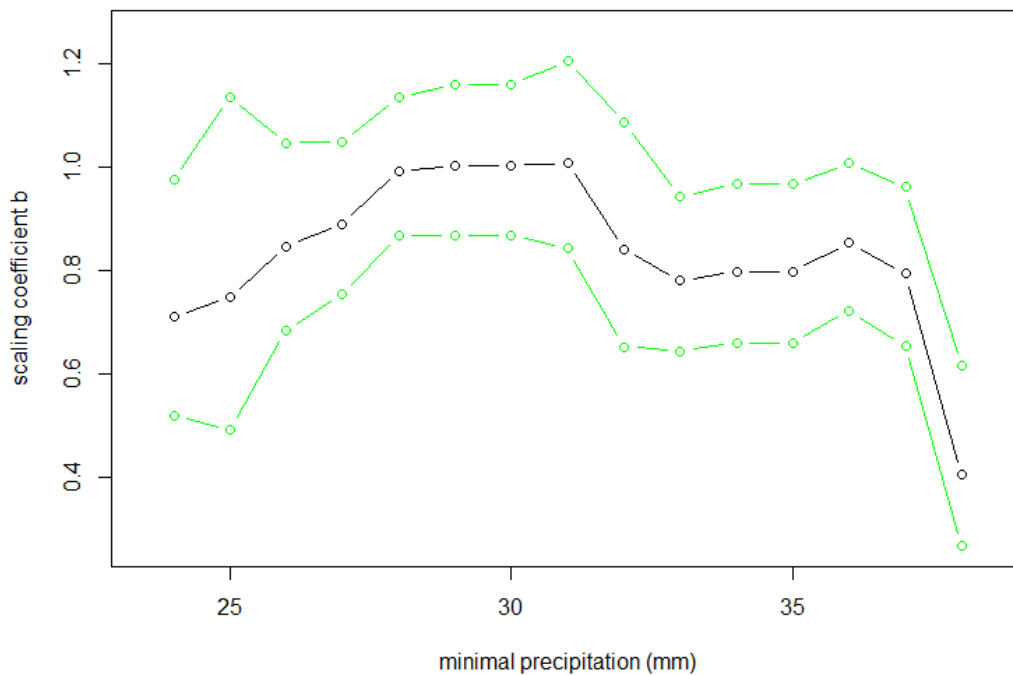
Po fitování základních regresí se přesouváme k analýze vlivu prostředí.



Obrázek 13 Graf závislosti škálovacího koeficientu  $\beta$  na latitudě (analýza tzv. „posuvné okno“), zeleně 95 % konfidenční interval

V analýze tzv. „posuvné okno“ s latitudou jsem zkoumal, jak se škálovací koeficient mění v závislosti na latitudě (Obrázek 13). Nejnižších hodnot dosahuje škálovací koeficient na nejsevernější a nejj jižnější části gradientu, zatímco mezi těmito extrémy je poměrně stabilní držící se okolo hodnoty 0.8. Okolo 60. a 68. stupně severní zeměpisné šířky se koeficient nejvíce přibližuje hodnotám predikovaným modelem mechanickým a modelem růstově hydraulickým (kde  $\beta = 2/3$ ).

**Relationship of minimal precipitation and scaling coefficient**



Obrázek 14 Graf závislosti škálovacího koeficientu  $\beta$  na minimálních srážkách (mm) (tzv. analýza - posuvné okno), zeleně 95 % konfidenční interval; minimální srážky jsou celkový srážkový úhrn za nejsušší měsíc v roce

A v analýze tzv. „posuvné okno“ s minimálními srážkami jsem odkryl, jak se mění škálovací koeficient v závislosti na minimálních srážkách (Obrázek 14). Nejvyššího škálovacího koeficientu stromy dosahují na více méně střední hodnotě minimálních srážek (okolo 30 mm za nejsušší měsíc v roce).

Tabulka 4 Výsledky multidimenzionální OLS regrese s osami z PCA odpovídající na otázku, jestli existuje universální vztah mezi přirozeným logaritmem výšky stromu a přirozeným logaritmem průměru stromu (v 140 cm výšky) nezávislý na parametrech prostředí; kde H je výška stromu, D je průměr stromu, PCA je Principal Component Analysis provedená na environmentálních prediktorech

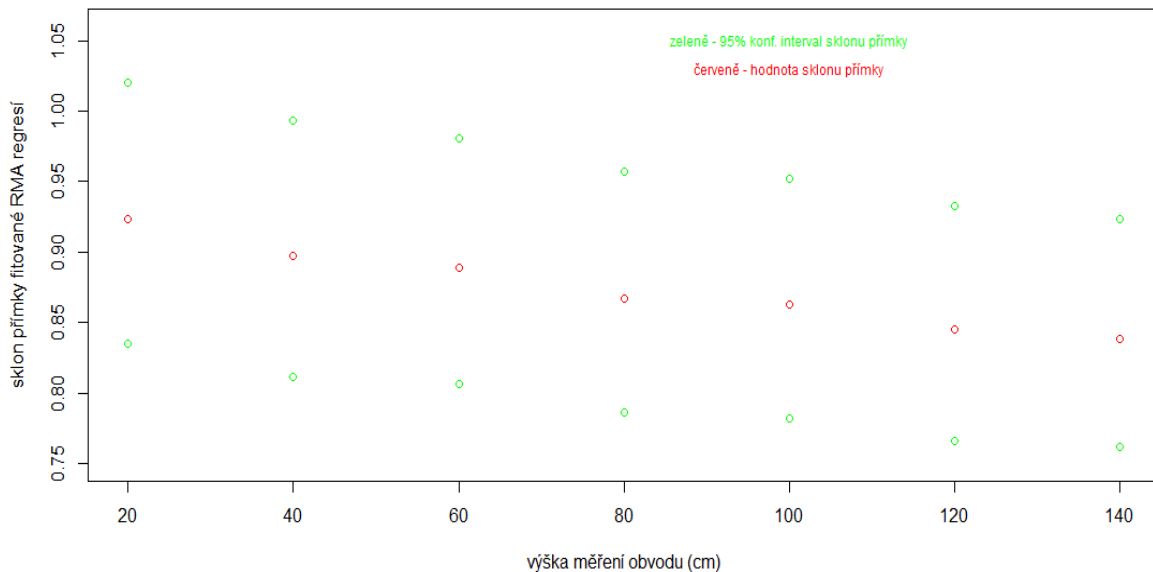
	$\ln(H) \sim \ln(D) * (\text{osa 1 z PCA}) * (\text{osa 2 z PCA})$		
<i>Prediktory</i>	<i>Odhady</i>	<i>CI</i>	<i>P</i>
(Intercept)	0.85	0.61 – 1.09	<b>&lt;0.001</b>
ln(D)	0.55	0.46 – 0.64	<b>&lt;0.001</b>
(osa 1 z PCA)	-0.00	-0.10 – 0.10	0.974
(osa 2 z PCA)	-0.20	-0.34 – -0.05	<b>0.009</b>
ln(D) × (osa 1 z PCA)	-0.03	-0.07 – 0.00	0.070
ln(D) × (osa 2 z PCA)	0.07	0.03 – 0.12	<b>0.004</b>
(osa 1 z PCA) × (osa 2 z PCA)	0.16	0.08 – 0.24	<b>&lt;0.001</b>
ln(D) × (osa 1 z PCA) × (osa 2 z PCA)	-0.06	-0.09 – -0.03	<b>&lt;0.001</b>
Počet pozorování	75		
R <sup>2</sup> / R <sup>2</sup> upravené	0.937 / 0.930		
P – hodnota modelu	<0.001		

Ve výsledcích mnohorozměrné regrese s osami z PCA se ukázalo mj. to, že vycházejí víceméně signifikantní p-hodnoty pro interakce logaritmu průměru a os z PCA (Tabulka 4).

### 3.2.1. Výsledky testování hypotézy „aditivní intercept“

Testoval jsem nezávislost škálovacího koeficientu vztahu mezi logaritmem průměru stromu a logaritmem výšky stromu na výšce měření obvodu (průměru) stromu. A proto jsem provedl RMA regresi na tomto ln-ln vztahu na hodnotách naměřených v různých výškách. Ukázalo se, že škálovací koeficient s rostoucí výškou měření klesá, a to směrem k hodnotám predikovaným modelem mechanickým a růstově-hydraulickým (kde  $\beta = 2/3$ ). (Obrázek 15). Potvrdila to i následná OLS regrese na vztahu sklonu (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.

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

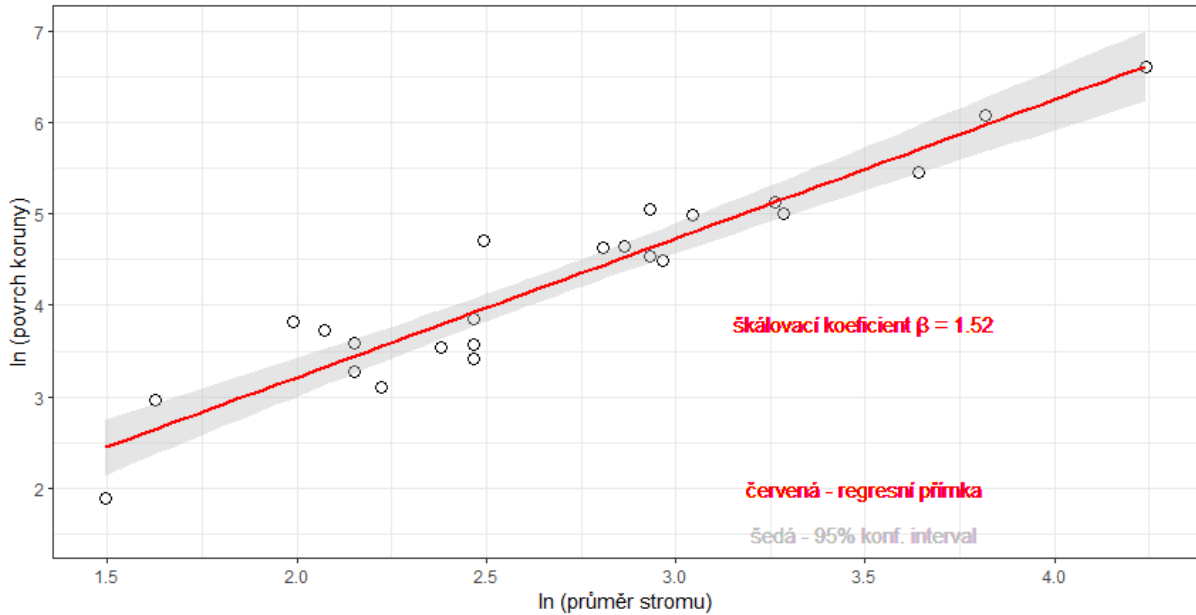


Obrázek 15 Graf vztah mezi výškou měření obvodu stromu a hodnotou škálovacího koeficientu (RMA regrese)

### 3.3. Výsledky testování hypotéz týkajících se vztahu mezi průměrem a biomasou listoví stromu

Po exploratorní analýze jsem provedl fitování 2 modelů na data týkající se vztahu mezi průměrem a biomasou listoví stromu.

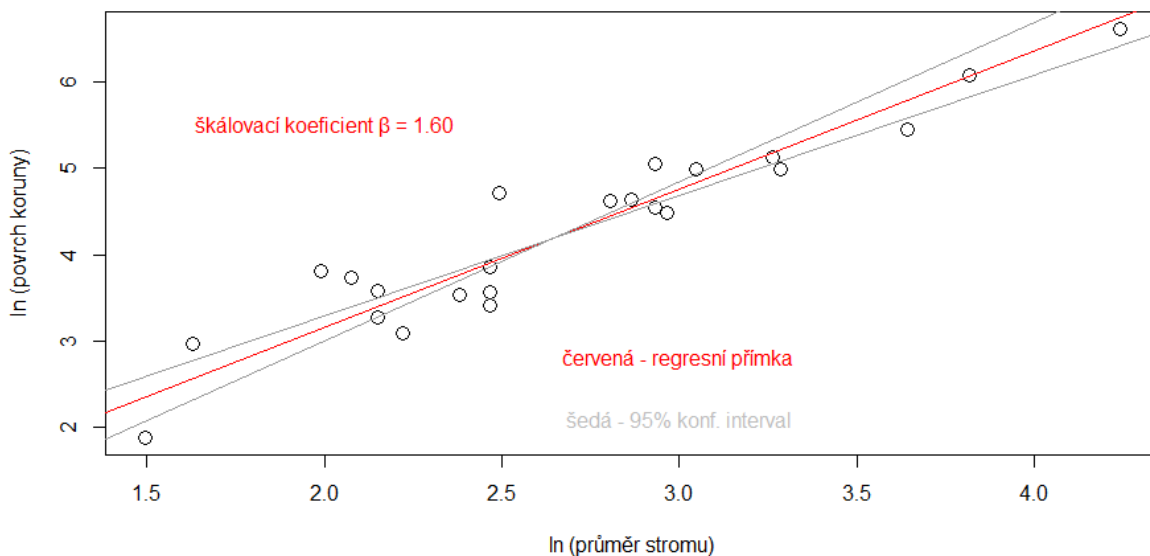
**Graf závislosti přir. logaritmu povrchu koruny na přir. logaritmu průměru stromu, R2 = 0.90**



Obrázek 16 Graf lineární závislosti přir. logaritmu povrchu koruny na přir. logaritmu průměru kmene, regresní metoda OLS (Ordinary Least Squares); průměr stromu (cm), povrch koruny ( $m^2$ )

OLS regresí jsem získal škálovací koeficient  $\beta = 1.52$ ; kde 95% CI = 1.30 - 1.75 (Obrázek 16). Můžeme si povšimnout, že škálovací koeficient nevychází 2, ale spíše velmi blízko hodnotě 3/2.

**Graf závislosti přir. logaritmu povrchu koruny na přir. logaritmu průměru stromu, R2 = 0.90**



Obrázek 17 Graf lineární závislosti přir. logaritmu povrchu koruny na přir. logaritmu průměru kmene, regresní metoda SMA/RMA (Standard Major Axis / Reduced Major Axis); průměr stromu (cm), povrch koruny ( $m^2$ )

RMA regrese poskytla škálovací koeficient  $\beta = 1.60$ ; kde 95% CI = 1.40 - 1.84 (Obrázek 17).

Tabulka 5 Výsledky multidimenzionální OLS regrese s osami z PCA – výsledky analýzy hypotézy „koruny – prostředí“ odpovídající na otázku, jestli existuje universální vztah mezi přír. logaritmem povrchu koruny stromu a přír. logaritmem průměru stromu nezávislý na parametrech prostředí; kde *S* je povrch koruny, *D* je průměr stromu, PCA je Principal Component Analysis provedená na environmentálních prediktorech

	<b>ln(S) ~ ln(D) * (osa 1 z PCA) * (osa 2 z PCA)</b>		
<i>Prediktory</i>	<i>Odhady</i>	<i>CI</i>	<i>P</i>
(Intercept)	0.54	-0.67 – 1.75	0.361
ln(D)	1.34	0.88 – 1.81	<b>&lt;0.001</b>
(osa 1 z PCA)	0.26	-0.21 – 0.74	0.251
(osa 2 z PCA)	0.26	-0.43 – 0.96	0.432
ln(D) × (osa 1 z PCA)	-0.12	-0.31 – 0.07	0.199
ln(D) × (osa 2 z PCA)	-0.06	-0.30 – 0.17	0.566
(osa 1 z PCA) × (osa 2 z PCA)	0.08	-0.30 – 0.46	0.665
ln(D) × (osa 1 z PCA) × (osa 2 z PCA)	-0.05	-0.20 – 0.09	0.436
Počet pozorování	24		
R <sup>2</sup> / R <sup>2</sup> upravené	0.918 / 0.882		
P – hodnota modelu	<0.001		

V multidimenzionální OLS regresi s osami z PCA vyšly neprůkazné všechny prediktory, které ovlivňuje prostředí, v našem modelu reprezentované prvními dvěma osami z PCA provedené na environmentálních prediktorech (Tabulka 5).

## 4. Diskuse

Cílem mojí studie bylo prozkoumat universalitu a variabilitu škálovacích vztahů u stromů. Výsledky vedou naše poznání spíše směrem k větší variabilitě.

Z hypotéz, týkajících se korun stromů, se potvrdila hypotéza „koruny – prostředí“, kde se ukázalo, že prostředí nemá na škálovací vztah průkazný vliv, což tvrdila i dřívější vědecká literatura (Muller-Landau et al., 2006; Antin et al., 2013). Oproti tomu na vztah mezi průměrem a výškou stromu (hypotéza „výšky – prostředí“) má prostředí zjevně vliv průkazný. Ani jednu hypotézu obsahující ve své formulaci škálovací koeficient jsem nepotvrdil, koeficienty mi vyšly jinak, než predikuje teorie. A ani hypotéza „aditivní intercept“ nebyla potvrzena, zdá se, že škálovací koeficient s rostoucí výškou měření obvodu stromu mírně klesá, a to směrem k predikovaným hodnotám modelu mechanického a růstově-hydraulického ( $\beta = 2/3$ ).

Hypotéza „škálovací koeficient – výšky“ nebyla potvrzena. Ukázalo se, že vztah mezi průměrem a výškou stromu sice možná svazuje mocninná závislost, nicméně se nepotvrdila ani jedna z hodnot exponentu (škálovacího koeficientu) této případné 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. Já jsem zkoumal hodnotu koeficientu dvěma odlišnými regresními metodami. Za více relevantní považuji RMA regresi, protože je doporučena prací 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 nad 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 Antin et al. (2013) pro užší stromy (0.78). Naopak práce Kaitaniemi & Ruohomäki (2003) na *Betula pubescens* škálovací koeficient  $\beta = 2/3$  spíše potvrzuje, a to jak pro mladé, tak pro staré stromy. Bohužel nedokáží rozklíčovat, jestli za nepotvrzením hypotézy u mne 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 skoro 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 logaritmujeme 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. To, že vliv prostředí ovlivňuje alometrickou variabilitu potvrzuje i práce Vasseur et al., (2018). Svými daty (viz Obrázek 12) jsem sice na ln-ln škále proložil 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 jsem už bohužel neudělal pro nedostatek času a energie. Dle mého je ale právě tento směr zásadní pro budoucí výzkum. Měli bychom dále zkoumat právě alometrické konstanty kalibrující 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 (Fischer et al., 2002). 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 působí to, 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. 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 nebyl špatný nápad stanovit, v jaké výšce 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 přede mnou (Antin et al., 2013, Banin et al., 2012, Blanchard et al., 2016, Hulshof et al., 2015).

Co by mohlo vysvětlovat patrnosti vlivu latitudy a minimální vlhkosti (Obrázek 13 a 14)? Zaměříme-li se na působení latitudy, tak na severu a jihu mého latitudinálního gradientu je škálovací koeficient nejnižší. Mohl by to být např. stabilní stres v podobě větru, který v oceanických oblastech 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 (Obrázek 14), kde škálovací koeficient nejprve stoupá, pak klesá, chvíli je stabilní a pak zase výrazně klesá, 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 (Nykänen et al., 1997).

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

Co se týče hypotéz týkajících se vztahu mezi průměrem a biomasou listoví stromu, tak hypotéza „škálovací koeficient – koruny“ potvrzena nebyla. Škálovací koeficient na našem vzorku vyšel  $\beta = 1.60$ ; kde 95% CI = 1.40 - 1.84. Práce vycházející z metabolické teorie Niklas & Enquist, (2002) postulují  $\beta = 2$ . Proč tomu tak je? To spíše nevíme. Zatímco druhá hypotéza „koruny – prostředí“ potvrzena byla: vliv prostředí nevyhází v mnohorozměrné regresi jako signifikantní, což potvrzuje zjištění studií Antin et al. (2013) a Muller-Landau et al. (2006), jejichž práce ukazuje, že alometrické vztahy týkající se korun jsou stabilnější vůči prostředí než alometrický vztah mezi průměrem a výškou 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 a že listoví se vyskytuje především okolo povrchu 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.

Závěrem diskuse bych si dovolil ještě poznamenat, že mé celkové porozumění problému „ideálního stromu“ prohloubilo směrem k jeho neideálnosti. Jistě existují universální, trvale platná fyzikální, mechanická a jiná omezení (*constraints*), která podobu alometrických vztahů nějak zásadně určují, ale vždy má na růst stromu zároveň vliv mnoho dalších více stochastických faktorů, takže my onu inherentní universalitu v přírodě na konkrétních stromech většinou nevidíme, protože je skrytá.

## 5. Závěr

Tato moje 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. A škálovací koeficient vztahu mezi průměrem a výškou stromu zřejmě klesá s výškou měření obvodu (průměru) stromu.

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

\* = označení sekundární citace

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

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

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

- Anderson-Teixeira et al. (2014) and WorldClim (<http://www.worldclim.org>; Hijmans et al., 2005)
- Antin, C., Pélissier, 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., Brienen, 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](https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1066360/SUPPL_FILE/2ENQUISTWT2.PDF)
- Enquist, B. J., West, G. B., & Brown, J. H. (2009). 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>
- Fischer, A., Lindner, M., Abs, C., & Lasch, P. (2002). Vegetation dynamics in Central European forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events. *Folia Geobotanica*, 37, 17–32.
- Graham, E. A., Mulkey, S. S., Kitajima, K., Phillips, N. G., & Wright, S. J. (2003). Cloud cover limits net CO<sub>2</sub> 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>
- Hlavac, M. (2022). *stargazer: Well-formatted regression and summary statistics tables* [R package]. CRAN. <https://CRAN.R-project.org/package=stargazer>
- Hulshof, C. M., Swenson, N. G., & Weiser, M. D. (2015). Tree height-diameter allometry across the United States. *Ecology and Evolution*, 5(6), 1193–1204. <https://doi.org/10.1002/ece3.1328>
- Kaitaniemi, P., & Ruohomäki, K. (2003). Factors controlling resource allocation in mountain birch. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 5(4), 231–249. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00037>
- 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>
- Legendre, P. (2018). *lmodel2: Model II regression* [R package]. CRAN. <https://CRAN.R-project.org/package=lmodel2>
- Lüdecke, D. (2024). *sjPlot: Data visualization for statistics in social science* [R package]. CRAN. <https://CRAN.R-project.org/package=sjPlot>
- \*Metzger, K. (1893). Der Wind als massgebender Faktor für das Wachstum der Bäume. *Mündener Forstliche Hefte*, *5*, 35-86.
- 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>
- Nykänen, M., Quine, C., Kellomäki, S., & Fennica, M. B. (1997). Factors affecting snow damage of trees with particular reference to European conditions. *Silva Fennica*, *31*, 193–213. [https://www.researchgate.net/profile/Christopher-Quine/publication/28362052\\_Factors\\_affecting\\_snow\\_damage\\_of\\_trees\\_with\\_particular\\_reference\\_to\\_European\\_conditions/links/551c59d80cf20d5fbde539d2/Factors-affecting-snow-damage-of-trees-with-particular-reference-to-European-conditions.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Christopher-Quine/publication/28362052_Factors_affecting_snow_damage_of_trees_with_particular_reference_to_European_conditions/links/551c59d80cf20d5fbde539d2/Factors-affecting-snow-damage-of-trees-with-particular-reference-to-European-conditions.pdf)
- Oksanen, J., Simpson, G., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'Hara, R., Solymos, P., Stevens, M., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., Evangelista, H., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M., Lahti, L., McGlinn, D., Ouellette, M., Ribeiro Cunha, E., Smith, T., Stier, A., Ter Braak, C., & Weedon, J. (2022). *vegan: Community ecology package* [R package]. CRAN. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Pedersen, T. L. (2023). *patchwork: The composer of plots* [R package]. CRAN. <https://CRAN.R-project.org/package=patchwork>
- 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>
- West, G. B., Enquist, B. J., & Brown, J. H. (2009). A general quantitative theory of forest structure and dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(17), 7040–7045. [https://doi.org/10.1073/PNAS.0812294106/SUPPL\\_FILE/0812294106SI.PDF](https://doi.org/10.1073/PNAS.0812294106/SUPPL_FILE/0812294106SI.PDF)
- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L. D., François, R., Grolemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T. L., Miller, E., Bache, S. M., Müller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D. P., Spinu, V., Takahashi, K., Vaughan, D., Wilke, C., Woo, K., & Yutani, H. (2019). Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4(43), 1686. <https://doi.org/10.21105/joss.01686>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant graphics for data analysis* [R package]. Springer-Verlag. <https://ggplot2.tidyverse.org>