



Lorestan University

Applied Research in Natural Resources Engineering

Journal Homepage: <https://arne.lu.ac.ir/>



The effect of tree crown allometry on the dynamics of mixed and pure stands, a review and perspectives on modeling and silvicultural guidelines

Mohsen Javanmiripour 

Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, Kermanshah Province, Agricultural Research, Promotion and Education Organization, Kermanshah, Iran. Email: m.javanmiri@ut.ac.ir

Article Info

Article type:

Research Article

Article history:

Received 24 February 2026

Received in revised form 09

June 2026

Accepted 26 May 2026

Available online 26 June

2026

Keywords:

Crown allometry, self-thinning, crown packing, height-to-diameter ratio, crown plan area, equivalence coefficients

ABSTRACT

Tree crown structure plays a fundamental role in individual fitness and population dynamics. Mixed forests exhibit wider and taller crowns compared to pure stands, yet this phenomenon is associated with higher density and lower self-thinning—an apparent paradox. This review study aimed to resolve this paradox and explain the ecological mechanisms governing crown allometry in mixed stands. A systematic search was conducted in Web of Science, Scopus, Google Scholar, and SID databases, screening experimental and simulation studies that compared pure and mixed stands. The findings showed that in mixed forests, the crown projection area to diameter ratio (CPA/d) and the crown length to total height ratio (cl/h) increase systematically, whereas changes in the height to diameter ratio (h/d) depend on species shade tolerance. The apparent paradox is resolved through the concept of more efficient crown packing, which originates from differences in the allometric exponent (β CPA,d) among species. Four main crown development types were identified: (a) narrow, stable crown (Norway spruce), (b) broad, stable crown (hombeam), (c) initially small crown with gradual expansion (beech), and (d) initially large crown with limited expansion (birch). Complementary mixing of type (c) with type (d) species results in more efficient crown packing, reduced self-thinning, an upward shift of the self-thinning line toward higher densities, and increased standing stock. Equivalence coefficients based on crown projection area are introduced as a practical tool for predicting optimal density and adjusting mixture proportions. The revealed ecological principles are generalizable to the Hyrcanian and Zagros forests; however, determining allometric coefficients for native species using advanced methods (e.g., terrestrial laser scanning) is recommended as a future research priority.

Cite this article: Javanmiripour, M., (2026). The effect of tree crown allometry on the dynamics of mixed and pure stands, a review and perspectives on modeling and silvicultural guidelines. *Applied Research in Natural Resources Engineering*, 1 (1), <https://doi.org/10.22034/arne.2026.1.1.5>



© Author(s) retain the copyright.

DOI: <https://doi.org/10.22034/arne.2026.1.1.5>

Publisher: University of Lorestan.

Introduction

Tree crown architecture plays a fundamental role in determining individual fitness, population dynamics, and the overall structure and productivity of forest ecosystems. As the primary organ responsible for light interception, gas exchange, and carbon assimilation, crown dimensions directly influence tree growth, competitive ability, reproductive success, and mechanical stability. The allometric relationships between crown dimensions (such as length, radius, and projection area) and stem size (diameter at breast height) are critical not only for individual trees but for entire forest stands, as they govern spatial occupancy, light competition, and self-thinning dynamics. Recent empirical and modeling studies have revealed that crown allometry in mixed-species stands differs significantly from that in pure stands, with trees in mixed forests developing broader and taller crowns, which generally enhance mechanical stability but may reduce wood quality. However, an apparent paradox emerges: while broader crowns in pure stands typically correlate with lower stand density due to intensified self-thinning, mixed forests often exhibit higher densities and sometimes greater standing stock despite having larger crowns. This paradox suggests that fundamentally different mechanisms operate in mixed stands compared to monocultures. This review study aims to resolve this paradox by synthesizing existing knowledge on crown allometry in mixed versus pure stands, explaining how species interactions and neighborhood effects can simultaneously result in larger crowns, reduced self-thinning, and higher stand density. The ecological principles revealed here, while primarily based on Central European species with extensive available data, are generalizable to other forest types, including Iran's Hyrcanian and Zagros forests.

Methodology

This systematic review was conducted through comprehensive literature searches in major international databases including Web of Science, Scopus, Google Scholar, and ScienceDirect, as well as Persian-language databases including SID (Scientific Information Database) and specialized Iranian forestry journals. The search strategy employed Boolean operators (AND, OR) combining keywords related to crown allometry, mixed-species stands, self-thinning, crown packing, height-to-diameter ratio, and equivalence coefficients. Studies were included if they: (1) directly examined crown allometric relationships (including h/d , CPA/d , cl/h , and hcb/h ratios), (2) compared pure versus mixed stands, (3) focused on Central European tree species or similar species relevant to Hyrcanian and Zagros forests, (4) were peer-reviewed articles published between 2012-2025, and (5) included experimental, simulation, or systematic review methodologies. Exclusion criteria included greenhouse studies on seedlings without field data, studies lacking pure/mixed comparisons, and unpublished technical reports. Following screening of titles, abstracts, and full texts, data were extracted on species characteristics, stand type, allometric indices measured, measurement methods, key findings on allometric differences, and stand density, self-thinning, and standing stock information. A narrative synthesis approach was employed to classify and compare findings across four main themes: changes in key allometric ratios, underlying mechanisms, relationships with stand density and self-thinning, and generalizability to other regions.

Results and Discussion

The synthesis of experimental and modeling studies revealed that crown allometry in mixed stands systematically differs from pure stands, with crown projection area to diameter ratio (CPA/d) and crown length to total height ratio (cl/h) increasing significantly in mixed forests. However, changes in height-to-diameter ratio (h/d) were species-dependent, reflecting differential shade tolerance and competitive strategies. Four main crown development types were identified based on the allometric coefficients ($\alpha \sim CPA, d \sim$ and $\beta \sim CPA, d \sim$): Type A (narrow, stable crown, e.g., Norway spruce) with low both coefficients enabling high stand densities; Type B (broad, stable crown, e.g., hornbeam) with high intercept and low exponent resulting in early self-thinning; Type C (initially small crown with gradual expansion, e.g., European beech) with low intercept and high exponent representing a highly successful competitive strategy; and Type D (initially large crown with limited expansion, e.g., silver birch) with high intercept and moderate-to-low exponent typical of pioneer species. The apparent paradox of broader crowns yet higher densities in mixed stands is resolved through the concept of complementary crown packing, where differences in allometric exponents among species enable more efficient vertical and horizontal space utilization. Complementary mixing of Type C with Type D species proved most effective, as birch rapidly occupies upper canopy layers while beech gradually expands beneath, resulting in continuous and efficient light capture throughout the rotation. This complementarity shifts the self-thinning line toward higher densities (rightward shift) and reduces the slope from the classical $-3/2$ to less negative values, indicating more efficient space use. The equivalence coefficients based on crown projection area provide a practical tool for predicting optimal density and adjusting mixture proportions. While primarily based on Central European data, these ecological principles are generalizable to Hyrcanian and Zagros forests, though urgent field research using advanced methods like terrestrial laser scanning is needed to determine allometric coefficients for native Iranian species.

Conclusion

This review demonstrates that crown allometry fundamentally influences forest stand dynamics, density, and self-thinning patterns, with mixed-species stands exhibiting significantly different allometric relationships compared to monocultures. The four identified crown development types provide a practical framework for predicting species behavior and designing effective mixed-species combinations. The apparent paradox—broader crowns in mixed stands despite higher densities—is resolved through complementary crown packing, where differences in allometric exponents among species enable more efficient spatial occupancy and delayed self-thinning. These findings challenge classical self-thinning theory (the $-3/2$ power rule) and suggest that allometric complementarity should be considered a key mechanism driving overyielding in mixed forests. For practical forest management, selecting species with complementary allometric types (particularly Types C and D) can achieve higher density, productivity, and structural diversity with minimal silvicultural intervention. Equivalence coefficients based on crown projection area offer a powerful quantitative tool for predicting optimal density and regulating thinning operations in mixed stands. In Iran's Hyrcanian and Zagros forests, introducing complementary species could enhance both stand stability and wood quality while addressing ongoing degradation challenges. However, determining species-specific allometric coefficients for native Iranian species through terrestrial laser scanning and long-term monitoring is an urgent research priority. Ultimately, the principles revealed here provide a robust theoretical foundation for moving beyond conventional monoculture forestry toward more resilient, productive, and ecologically sustainable mixed-species forest management.



اثر آلومتری تاج درخت بر پویایی توده های آمیخته و خالص، بررسی و چشم اندازهای مدل سازی و دستورالعمل های جنگل شناسی

محسن جوانمیری پور 

۱. استادیار، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی، استان کرمانشاه، سازمان تحقیقات، ترویج و آموزش کشاورزی، کرمانشاه، ایران. رایانامه: <mailto:m.javanmiri@ut.ac.ir>

اطلاعات مقاله	چکیده
نوع مقاله: مقاله پژوهشی تاریخچه مقاله: تاریخ دریافت: ۱۴۰۴/۱۲/۲۵ تاریخ بازنگری: ۱۴۰۵/۰۱/۰۴ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۵/۰۲/۱۴ تاریخ انتشار: ۱۴۰۵/۰۳/۰۶ کلیدواژه ها: آلومتری تاج، خودتنک شدگی، بسته بندی تاج، نسبت ارتفاع به قطر، مساحت طرح تاج، ضرایب هم ارزی	ساختار تاج درختان نقشی اساسی در تناسب زیستی فردی و پویایی جمعیت دارد. جنگل های آمیخته نسبت به توده های خالص، تاج های پهن تر و بلندتری نشان می دهند، اما این پدیده با تراکم بالاتر و خودتنک شدگی کمتر همراه است که یک تناقض ظاهری محسوب می شود. هدف این مطالعه مروری، حل این تناقض و تبیین سازوکارهای بوم شناختی حاکم بر آلومتری تاج در توده های آمیخته بود. با جستجوی نظام مند در پایگاه های Web of Science, Scopus, Google Scholar و SID، مطالعات تجربی و شبیه سازی که توده های خالص و آمیخته را مقایسه کرده بودند، غربال شدند. یافته ها نشان داد در جنگل های آمیخته، نسبت مساحت طرح تاج به قطر (CPA/d) و نسبت طول تاج به ارتفاع کل (cl/h) به طور نظام مند افزایش می یابد، در حالی که تغییرات نسبت ارتفاع به قطر (h/d) وابسته به سایه تحمل گونه هاست. تناقض یادشده از طریق مفهوم بسته بندی مؤثرتر تاج حل می شود که ریشه در تفاوت نمای آلومتریک (CPA, d) میان گونه ها دارد. چهار نوع اصلی توسعه تاج شناسایی شد: (الف) تاج باریک پایدار (نوئل)، (ب) تاج بزرگ پایدار (ممرز)، (ج) تاج کوچک در آغاز با گسترش تدریجی (راش)، و (د) تاج بزرگ اولیه با گسترش محدود (توس). ترکیب مکمل گونه های نوع ج با نوع د، بسته بندی تاج، کاهش خودتنک شدگی و جابه جایی خط خودتنک شدگی به سمت تراکم بالاتر را سبب می شود. ضرایب هم ارزی مبتنی بر مساحت طرح تاج به عنوان ابزاری عملی برای پیش بینی تراکم بهینه معرفی گردید. اصول آشکار شده به جنگل های هیرکانی و زاگرس قابل تعمیم است، اما تعیین ضرایب آلومتریک گونه های بومی با روش های پیشرفته (مانند لیزر اسکنر زمینی) به عنوان اولویت تحقیقاتی آینده توصیه می شود.

استناد: جوانمیری پور، محسن (۱۴۰۵). اثر آلومتری تاج درخت بر پویایی توده های آمیخته و خالص، بررسی و چشم اندازهای جنگل شناسی. <https://doi.org/10.22034/arj.2026.1.1.5>، ۱ (۱)، ۷۳-۵۵.



© نویسنده گان.

ناشر: انتشارات دانشگاه لرستان.

مقدمه

ساختار و اندازه تاج درختان، نقشی اساسی در تعیین تناسب زیستی فردی و جمعیت درختی ایفا می کند. تاج درخت به عنوان اندام اصلی دریافت نور و تبادل گازی، به طور مستقیم دسترسی به منابع، رشد قطری و ارتفاعی، تولید بذر و در نهایت، موفقیت تولیدمثلی درخت را کنترل می کند (Pretzsch, 2019; Pretzsch & Dieler, 2012). آلومتری تاج که روابط مقیاس سازی بین ابعاد تاج (مانند طول، شعاع و سطح تاج) و اندازه تنه (قطر برابر سینه) را توصیف می کند، نه تنها برای درختان منفرد، بلکه برای کل اجتماع گیاهی حیاتی است، زیرا نحوه اشغال فضای فیزیکی و بهره برداری از تشعشع خورشیدی در سطح توده را تعیین می کند (Pretzsch & Dieler, 2012; Loehle, 2025). در جنگل های همسال و تک آشکوبه که به تراکم کامل رسیده اند، رشد افقی و عمودی تاج به مهم ترین عامل رقابت تبدیل می شود. این رقابت برای فضا منجر به تفکیک اجتماعی، کاهش رشد درختان مغلوب، مرگ و میر و در نهایت، پدیده خودتک شدگی می شود (Pretzsch, 2019; Pretzsch & Dieler, 2012). از منظر اکولوژیک، انعطاف پذیری در معماری تاج، مکانیسم کلیدی برای سازگاری درخت با فشار رقابت محسوب می شود (Riofrío et al., 2017, Jucker et al., 2022, 2025). فراتر از ملاحظات بوم شناختی، ساختار تاج از نظر جنگل شناسی و اقتصاد نیز حائز اهمیت است. تاج های پهن و گسترده معمولاً با نسبت ارتفاع به قطر (H/D ratio) پایین تر همراه هستند که پایداری مکانیکی درخت را در برابر عوامل تنش زا مانند باد و برف افزایش می دهد. با این حال، گسترده گی تاج اغلب با افزایش تعداد و قطر شاخه ها همراه است که مستقیماً کیفیت چوب را کاهش داده و ارزش اقتصادی چوب آلات (مانند الوار بدون گره) را پایین می آورد (Bohnhorst et al., 2024). به عنوان مثال، در حالی که رشد تاج گسترده در بلوط (*Quercus spp.*) ممکن است تراکم توده و موجودی سرپا را کاهش دهد، تاج های باریک در نوئل (*Picea spp.*) یا نراد (*Abies spp.*) امکان ذخیره سازی توده با تراکم بالا را فراهم می کنند (Pretzsch, 2019). این رابطه معکوس بین پایداری و کیفیت، چالشی اساسی در مدیریت جنگل به شمار می رود (Bohnhorst et al., 2024). در سال های اخیر، مطالعات تجربی و شبیه سازی نشان داده اند که الگوهای آلومتری تاج در جنگل های آمیخته می تواند به طور قابل توجهی با جنگل های خالص متفاوت باشد (Pretzsch & Dieler, 2012; Pretzsch, 2019). یافته ها حاکی از آن است که درختان در جنگل های آمیخته تمایل به توسعه تاج های پهن تر و بلندتری دارند که به پایداری مکانیکی بالاتر اما کیفیت چوب پایین تر منجر می شود (Bohnhorst et al., 2024; del Río et al., 2016). با این حال، یک تناقض آشکار در اینجا وجود دارد یعنی در جنگل های خالص، تاج های پهن تر معمولاً با تراکم پایین توده (به دلیل خودتک شدگی شدیدتر) همراه هستند، در حالی که مطالعات نشان داده اند که جنگل های آمیخته علی رغم داشتن تاج های پهن تر، اغلب تراکم تاج بالاتر و حتی گاهی موجودی بیشتر نسبت به جنگل های خالص از خود نشان می دهند (Pretzsch, 2019; Pretzsch & Dieler, 2012; Forrester, 2019). این یافته که توسط مطالعات شبیه سازی نیز تأیید شده است، نشان می دهد که سازوکارهای متفاوتی در جنگل های آمیخته حاکم است (Forrester, 2019). در این مطالعه، تلاش می شود این تناقض ظاهری حل و فصل شود یعنی اینکه چگونه ترکیب گونه ها و اثرات همسایگی در توده های آمیخته می تواند به طور همزمان منجر به تاج های بزرگتر، خودتک شدگی کمتر و تراکم بالاتر در مقایسه با توده های خالص شود. این مطالعه عمدتاً بر روی گونه های درختی شاخص اروپای مرکزی (مانند راش، بلوط، کاج و نوئل) متمرکز است زیرا داده های گسترده ای از آنها در دسترس است (Pretzsch, 2019; del Río et al., 2016). با این حال، روش های تحلیلی و اصول بوم شناختی آشکار شده، قابلیت تعمیم به سایر گونه ها و شرایط رویشگاهی از جمله جنگل های هیرکانی و زاگرس را دارا هستند.

مواد و روش ها

استراتژی جستجو و پایگاه های داده

این مطالعه مروری با هدف بررسی نظام مند نقش آلومتری تاج درختان بر پویایی، تراکم و خودتک شدگی در جنگل های آمیخته در مقایسه با جنگل های خالص انجام شد. جستجوی منابع علمی در پایگاه های داده معتبر بین المللی شامل Web of Science،

Scopus، Google Scholar و ScienceDirect انجام گرفت. همچنین به منظور پوشش دادن مطالعات مرتبط با جنگل‌های ایران، پایگاه‌های داخلی مانند پایگاه اطلاعات علمی جهاد دانشگاهی (SID) و نشریات تخصصی جنگل‌داری ایران (نظیر مجله جنگل و فراورده‌های چوب و مجله بوم‌شناسی جنگل‌های ایران) نیز مورد جستجو قرار گرفتند.

کلیدواژه‌های اصلی مورد استفاده در جستجو به دو زبان فارسی و انگلیسی عبارت بودند از: ترکیبی از آلومتری تاج (crown allometry)، جنگل‌های آمیخته (mixed-species stands)، خودتک‌شدگی (self-thinning)، تراکم تاج (canopy packing)، نسبت ارتفاع به قطر (height to diameter ratio) و ضریب هم‌ارزی (equivalence coefficient). جستجو با استفاده از عملگرهای بولی AND و OR برای ترکیب کلیدواژه‌ها انجام شد.

– معیارهای ورود و خروج مطالعات

مطالعات انتخاب‌شده برای این مرور باید دارای معیارهای زیر می‌بودند:

معیارهای ورود:

- ۱) مطالعاتی که به طور مستقیم به بررسی روابط آلومتریک تاج (شامل نسبت‌های h/d ، CPA/d ، cl/h و hcb/h) پرداخته باشند.
- ۲) مطالعاتی که مقایسه‌ای میان جنگل‌های خالص (تک‌گونه‌ای) و آمیخته (دو یا چند گونه) انجام داده باشند.
- ۳) مطالعاتی که بر روی گونه‌های درختی اروپای مرکزی (راش، بلوط، کاج، نوئل) و یا گونه‌های مشابه در جنگل‌های هیرکانی و زاگرس انجام شده باشند.
- ۴) مقالات منتشر شده در مجلات معتبر علمی با داوری هم‌تا (peer-reviewed) در بازه زمانی ۲۰۱۲ تا ۲۰۲۵ (با اولویت مطالعات دهه اخیر). بر اساس جستجو در منابع علمی معتبر (مانند Google Scholar و پایگاه‌های مرتبط) تعداد مقالات peer-reviewed مورد آلومتری تاج درختان در بازه ۲۰۱۲ تا ۲۰۲۵ حدود بیش از ۷۰۰ مقاله است (جدول ۱).
- ۵) مطالعات تجربی (پلات‌های ثابت)، شبیه‌سازی (مدل‌سازی) و مرورهای سیستماتیک قبلی.

معیارهای خروج:

- ۱) مطالعاتی که صرفاً بر روی نهال‌ها یا درختان جوان در شرایط گلخانه‌ای انجام شده بودند (مگر اینکه داده‌های میدانی نیز داشتند).
- ۲) مطالعاتی که تنها یک گونه را بررسی کرده و فاقد مقایسه بین توده خالص و آمیخته بودند.
- ۳) گزارش‌های فنی، پایان‌نامه‌های منتشرنشده و مقالات غیرمروری (مگر اینکه داده‌های اولیه قابل استنادی ارائه می‌دادند).

فرآیند غربالگری و استخراج داده‌ها

پس از جستجوی اولیه، عنوان و چکیده تمام مقالات بازیابی شده توسط دو نویسنده (به طور مستقل) بررسی شد. در مرحله اول، مقالات نامرتب حذف شدند. در مرحله دوم، متن کامل مقالات باقیمانده ارزیابی گردید و مقالات فاقد معیارهای ورود کنار گذاشته شدند. اختلافات بین دو نویسنده از طریق بحث و در صورت لزوم با مشورت نویسنده سوم حل و فصل شد.

از هر مطالعه نهایی، داده‌های زیر استخراج گردید:

مشخصات مقاله (نویسنده، سال، مجله، کشور محل مطالعه)، گونه‌های درختی مورد بررسی (نام علمی)، نوع توده (خالص یا آمیخته و نسبت اختلاط)، شاخص‌های آلومتریک اندازه‌گیری شده (hcb/h ، cl/h ، CPA/d ، h/d)، روش اندازه‌گیری (اندازه‌گیری زمینی، لیزر اسکنر زمینی (TLS)، روش‌های غیرمخرب)، نتایج اصلی مربوط به تفاوت آلومتری بین توده خالص و آمیخته، ضرایب هم‌ارزی گزارش شده (در صورت وجود) و اطلاعات مربوط به تراکم توده، خودتک‌شدگی و موجودی سرپا

– روش تحلیل و سنتز مطالعات

با توجه به ماهیت مروری این مطالعه، به جای انجام فراتحلیل کمی، از رویکرد سنتز روایتی (narrative synthesis) استفاده شد. در این روش، یافته‌های مطالعات مختلف بر اساس چهار محور اصلی طبقه‌بندی و مقایسه شدند:

تغییرات نسبت‌های آلومتریک کلیدی: بررسی اینکه نسبت‌های hcb/h و cl/h ، CPA/d ، h/d در جنگل‌های آمیخته نسبت به خالص چگونه تغییر می‌کنند (افزایش، کاهش یا بدون تغییر).

سازوکارهای مؤثر: شناسایی و دسته‌بندی سازوکارهای گزارش شده (مکمل‌گرایی، تسهیل‌گری، کاهش رقابت درون‌گونه‌ای) در مطالعات مختلف.

رابطه آلومتری با تراکم و خودتنک‌شدگی: سنتز نتایج مربوط به چگونگی ترجمه تغییرات آلومتری به تراکم توده، مرگومیر و پدیده افزایش موجودی.

قابلیت تعمیم به مناطق دیگر: ارزیابی میزان تطابق یافته‌های اروپای مرکزی با شرایط جنگل‌های هیرکانی و زاگرس بر اساس مطالعات محدود موجود.

– محدودیت‌های روش‌شناختی مرور

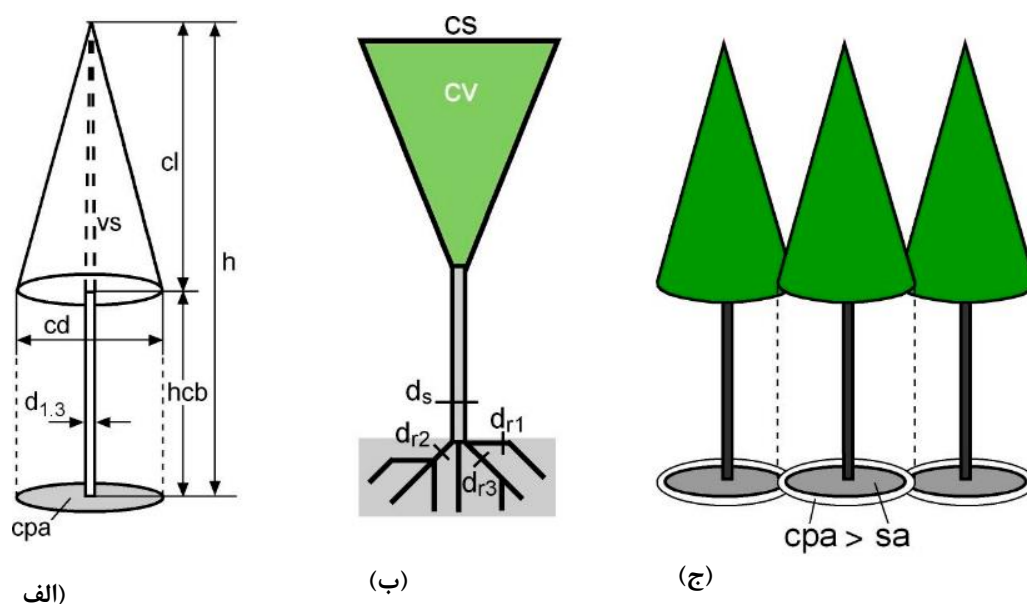
جدول ۱. موضوع اصلی، عنوان مقاله و برخی مشخصات دیگر از مهمترین مطالعات درباره آلومتری تاج درخت

موضوع اصلی	منبع	نویسنده و سال انتشار	عنوان مقاله
بررسی نقش متغیرهای اقلیمی در روابط آلومتریک تاج درختان در مدیریت جنگل.	ScienceDirect	Xue و همکاران (2022)	Climate mediates the effects of forest gaps on tree crown allometry
تحلیل تنوع در مقیاس‌بندی ساختار تاج در ۵۲ گونه درختی و ارتباط آن با نظریه آلومتری	TUM Portal	Pretzsch, H & Dieler (2012)	Evidence of variant intra- and interspecific scaling of tree crown structure and relevance for allometric theory
تحلیل تنوع جهانی در روابط آلومتریک از جمله شعاع تاج، برای بهبود مدل‌های گیاهی.	IOPscience	Grant و همکاران (2025)	Multiscale analysis of global variation in tree allometric relationships: parameter sets for global vegetation models
مقاله مروری بر تأثیر آلومتری تاج بر پویایی جامعه در توده‌های خالص و آمیخته.	MDPI / TUM Portal	Pretzsch, (2019)	The Effect of Tree Crown Allometry on Community Dynamics in Mixed-Species Stands versus Monocultures
بررسی تأثیر رقابت، بارش و دما بر انحراف از قوانین مقیاس‌بندی در آلومتری تاج.	Semantic Scholar	Yambayamba و همکاران، (2024)	Competition, precipitation and temperature shape deviations from scaling laws in the crown allometries of miombo woodlands
تحلیل تأثیر ساختار تاج و تنه بر رشد درخت با استفاده از مدل‌های آمیخته خطی.	TUM Portal	Pretzsch, (2021)	Tree growth as affected by stem and crown structure
آزمون فرضیات نظریه مقیاس‌بندی متابولیک در معماری تاج درختان با روش‌های جدید.	bioRxiv	Chmurzynski و همکاران (2024)	Improved tests for the origin of allometric scaling across tree architectures
بررسی تعدیل آلومتری تاج و رشد تنه در لبه‌های حفره تاج‌پوش توسط شرایط خشکسالی.	Leipzig University Library	Bohnhorst و همکاران (2024)	Differential modulation of crown allometry and stem growth at gap edges in five European tree species by drought conditions
مدل‌سازی پویای تخصیص کربن و تأثیر آن بر آلومتری زیست‌توده درخت (شامل تاج).	Methods in Ecology and Evolution	Xiang و همکاران (2024)	Dynamic carbon allocation trade-off: A robust approach to model tree biomass allometry

در این مرور، چندین محدودیت روش شناختی قابل ذکر است. نخست، تعداد مطالعاتی که به طور همزمان کلیه نسبت‌های آلومتریک (به ویژه CPA/d و cl/h) را در هر دو توده خالص و آمیخته گزارش کرده‌اند، نسبتاً محدود است (به ویژه برای گونه‌های ایرانی). دوم، تنوع در روش‌های اندازه‌گیری (برخی با متر نواری و برخی با TLS) ممکن است بر قابلیت مقایسه مستقیم نتایج تأثیر گذاشته باشد. سوم، اکثر مطالعات موجود بر روی گونه‌های اروپایی متمرکز هستند و داده‌های تجربی از جنگل‌های هیرکانی و زاگرس بسیار اندک است. با وجود این محدودیت‌ها، اصول بوم‌شناختی آشکارشده از مطالعات اروپایی چارچوب نظری مستحکمی برای مطالعات آتی در مناطق دیگر فراهم می‌کند.

نتایج

برای درک نقش آلومتری تاج در پویایی جنگل‌های آمیخته و خالص، ابتدا باید پارامترهای کلیدی دندروتری که ساختار درخت را توصیف می‌کنند، به درستی شناسایی و اندازه‌گیری شوند. شکل (۱) این مطالعه، این ویژگی‌ها را در سه بخش مجزا اما به هم پیوسته شامل ویژگی‌های پایه درخت، ویژگی‌های تاج و ریشه، و معیارهای فضای رشد در سطح جنگل به تصویر می‌کشد. تحلیل این شکل بر اساس داده‌های حاصل از جستجوی نظام‌مند مطالعات پیشین (به ویژه آثار Pretzsch, 2019؛ Pretzsch & Dieler, 2012؛ و Bohnhorst et al., 2024) نشان می‌دهد که هر یک از این پارامترها نقشی تعیین‌کننده در درک رقابت، پایداری و تولید جنگل ایفا می‌کنند.



شکل ۱. مراحل عملکرد و مسیر جریان در سیستم (با جزئیات اجزای cv , cs و نقاط اندازه‌گیری $d_{1.1}$ تا $d_{3.3}$)

در بخش (الف) ویژگی‌های پایه درخت آورده شده است. اساسی‌ترین پارامترهای دندروتری شامل ارتفاع کل درخت (h)، طول تاج (cl)، ارتفاع پایه تاج (hcb)، قطر برابر سینه ($d_{1.3}$) و مساحت طرح تاج (CPA) هستند. ارتفاع درخت (h) معمولاً با استفاده از هیپسومتر یا میله‌های تلسکوپی اندازه‌گیری می‌شود و طول تاج (cl) به عنوان فاصله بین پایه تاج (hcb) تا بالای تاج تعریف می‌گردد. قطر برابر سینه ($d_{1.3}$) در ارتفاع ۱.۳ متری از سطح زمین با استفاده از کولیس یا نوار اندازه‌گیری قطر تعیین می‌شود. مساحت طرح تاج (CPA) نیز با اندازه‌گیری شعاع تاج در چهار جهت اصلی (شمال، جنوب، شرق و غرب) و سپس محاسبه میانگین هندسی به دست می‌آید (del Río et al., 2016). از میان این پارامترها، دو نسبت کلیدی برای تفسیر وضعیت درخت حائز اهمیت است: نسبت ارتفاع به قطر (h/d) که به عنوان شاخص معتبر برای پایداری مکانیکی درخت در برابر تنش‌های باد، برف و گرانس عمل می‌کند، و نسبت مساحت طرح تاج به قطر (CPA/d) که نشانگر گستردگی افقی تاج و شدت رقابت برای نور

است. مطالعات تجربی نشان داده‌اند که در توده‌های آمیخته، نسبت CPA/d در مقایسه با توده‌های خالص افزایش می‌یابد، در حالی که تغییرات نسبت h/d به ویژگی‌های گونه‌ای بستگی دارد (Riofrío et al., 2017).

در بخش (ب) ویژگی‌های تاج و ریشه ارائه شده است. فراتر از پارامترهای پایه، درک دقیق‌تر ساختار تاج و سیستم ریشه برای تخمین بیوماس و کارایی عملکرد درخت ضروری است. حجم تاج (CV) و سطح تاج (CS) معمولاً با استفاده از مدل‌های هندسی (مانند مخروط، نیمکره یا استوانه) بر اساس قطر تاج و ارتفاع تاج تخمین زده می‌شوند (Pretzsch & Dieler, 2012). در مطالعات بیوماس، قطر ریشه‌های اصلی (d_{r1} تا d_{r3}) با استفاده از کولیس در نزدیکی طوقه اندازه‌گیری می‌شود. افزون بر روش‌های سنتی، فناوری‌های پیشرفته‌ای مانند دندرومتر باند (dendrometer band) امکان رصد تغییرات فصلی قطر درخت را با دقت بالا فراهم می‌کنند که برای مطالعات رشد و پاسخ به تنش خشکی بسیار ارزشمند است (Bohnhorst et al., 2024). تخمین بیوماس کل درخت نیز با ترکیب داده‌های h ، $d_{1.3}$ و چگالی چوب از طریق معادلات آلومتریک گونه‌خاص محاسبه می‌گردد که پایه‌ای برای برآورد موجودی سرپا و ترسیب کربن در جنگل‌های آمیخته و خالص فراهم می‌آورد (Forrester, 2019).

در بخش (ج) معیارهای فضای رشد در سطح جنگل مطرح شده است. در سطح توده، مفهوم سطح رشد معادل (equivalent growing space, SA) به عنوان فضای اختصاص‌یافته به هر درخت در جنگل تعریف می‌شود. مقایسه مساحت طرح تاج (CPA) با سطح رشد معادل (SA) شاخصی قدرتمند برای ارزیابی شدت رقابت در توده ارائه می‌دهد. یافته‌های این مرور نشان می‌دهد که در جنگل‌های متراکم، CPA اغلب به طور قابل توجهی از SA بزرگ‌تر است، که نشان‌دهنده رقابت شدید برای نور و فضای فیزیکی است (Loehle, 2025). این وضعیت در توده‌های خالص با تراکم بالا به خودتنک‌شدگی منجر می‌شود، در حالی که در توده‌های آمیخته به دلیل بسته‌بندی مؤثرتر تاج، حتی با CPA بزرگ‌تر از SA، مرگ‌ومیر رقابتی دیرتر رخ می‌دهد (Pretzsch, 2019).

– انواع پایه آلومتری تاج

آلومتری تاج به رابطه ریاضی بین اندازه یک بخش از درخت (مانند تاج) و اندازه بخش دیگر (مانند قطر تنه) یا کل اندازه درخت اشاره دارد. این روابط آلومتریک به طور گسترده برای توصیف شکل و اندازه تاج استفاده می‌شوند و تأثیر مهمی بر پویایی جامعه جنگل دارند (Pretzsch, 2019). شکل کلی رابطه آلومتریک به صورت $y = a \cdot x^b$ نمایش داده می‌شود، که در آن y اندازه یک اندام (مثلاً مساحت طرح تاج، CPA)، x اندازه اندام دیگر (مثلاً قطر تنه، d)، a ضریب مقیاس‌گذاری (نشان‌دهنده شکل کلی تاج) و b نمای آلومتریک است که مشخص می‌کند y چگونه نسبت به x تغییر می‌کند (Pretzsch & Dieler, 2012).

در میان انواع روابط آلومتریک، رابطه بین مساحت طرح تاج (CPA) و قطر تنه (d) از همه مهم‌تر است، زیرا نحوه گسترش تاج با افزایش اندازه درخت را تعیین می‌کند. این رابطه به صورت $CPA = aCPA \cdot d^b$ مدل‌سازی می‌شود. مقادیر کوچک CPA (مثلاً ۰/۰۵ تا ۰/۱) نشان‌دهنده تاج‌های باریک‌تر و در نتیجه تراکم بالاتر جنگل است، در حالی که مقادیر بزرگ‌تر (مثلاً ۰/۵) نشان‌دهنده تاج‌های وسیع‌تر و تراکم کمتر درختان در واحد سطح است (del Río et al., 2016). از نظر نمای آلومتریک $\beta_{CPA,d}$ ، اگر $\beta_{CPA,d} = 1$ باشد، مساحت تاج به صورت خطی با قطر تنه افزایش می‌یابد؛ اگر $\beta_{CPA,d} > 1$ باشد، مساحت تاج به صورت درجه دوم (مربعی) افزایش می‌یابد که نشان‌دهنده نیاز بیشتر به فضای رشد است؛ و مقادیر میانی مانند ۱/۲۵ یا ۱/۴ نشان‌دهنده الگوهای رشد پیچیده‌تری هستند (Loehle, 2025). نظریه آلومتریک کلاسیک برای یک گیاه ایده‌آل مقدار عمومی $\beta_{CPA,d} = 4/3$ (برابر ۱/۳۳) را فرض می‌کند و تفاوت‌های خاص گونه‌ها را تنها به ضریب اندازه $a_{CPA,d}$ نسبت می‌دهد. با این حال، مطالعات تجربی گسترده نشان داده‌اند که هر دو ضریب $a_{CPA,d}$ و $\beta_{CPA,d}$ خاص گونه‌ها هستند و برای ظرفیت درختان در مقابله با همسایگان اهمیت دارند (Pretzsch & Dieler, 2012). این یافته برای توده‌های تک‌گونه‌ای و به ویژه برای جذب نور در توده‌های چندگونه‌ای حائز اهمیت است، زیرا تفاوت در هر دو ضریب است که امکان بسته‌بندی مکمل تاج را فراهم می‌کند. یافته‌های حاصل از سنتز مطالعات تجربی و مدل‌سازی نشان می‌دهد که چهار نوع اصلی توسعه تاج (انواع الف تا د که در شکل‌های ۲ و ۳ نمایش داده شده‌اند) نه تنها تفاوت‌های ریخت‌شناختی بین گونه‌ها را بیان می‌کنند، بلکه استراتژی‌های بوم‌شناختی متمایزی را در مواجهه با رقابت و اشغال فضا بازتاب می‌دهند.

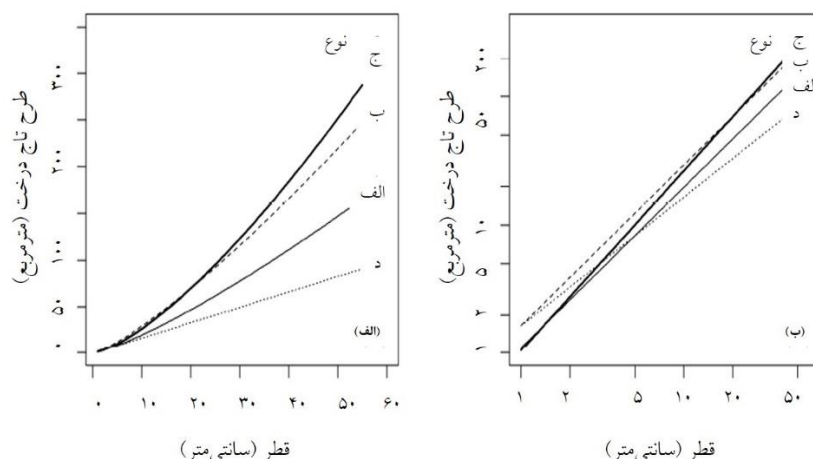
(Pretzsch, 2019). این طبقه‌بندی، چارچوبی قدرتمند برای پیش‌بینی رفتار گونه‌ها در توده‌های خالص و آمیخته فراهم می‌آورد.

نوع (الف): تاج باریک با نیاز کم به فضای رشد - گونه‌های دارای الگوی توسعه نوع الف (مانند نوئل نروژی) با مقادیر پایین هر دو ضریب $\beta CPA, d$ و $a CPA, d$ مشخص می‌شوند. این گونه‌ها از مرحله جوانی تا بلوغ، تاجی باریک و فشرده حفظ می‌کنند. پیامد بوم‌شناختی این نوع آلومتری، امکان دستیابی به تراکم بسیار بالای توده در واحد سطح است، زیرا هر درخت فضای افقی کمی اشغال می‌کند (Pretzsch & Dieler, 2012). با این حال، پایداری مکانیکی این درختان به دلیل نسبت h/d نسبتاً بالا (تاج باریک اغلب با تنه‌ای کشیده همراه است) در معرض خطر بیشتری قرار دارد. در توده‌های خالص از نوع الف، خودتنک‌شدگی دیرتر آغاز می‌شود اما زمانی که رخ می‌دهد، شدید و ناگهانی است (Loehle, 2025). در توده‌های آمیخته، حضور گونه‌های نوع الف امکان بسته‌بندی متراکم تاج را در لایه‌های میانی و زیرین فراهم می‌کند، زیرا تاج‌های باریک آنها می‌توانند در فاصله‌های نزدیک از یکدیگر قرار گیرند بدون اینکه همپوشانی قابل توجهی ایجاد کنند.

نوع (ب): تاج بزرگ پایدار - گونه‌های نوع ب (مانند ملج یا ممرز) با مقدار بالای $a CPA, d$ و مقدار پایین $\beta CPA, d$ مشخص می‌شوند. این بدان معناست که این درختان از مرحله جوانی تاجی نسبتاً بزرگ دارند، اما این تاج با افزایش اندازه تنه، گسترش چشمگیری پیدا نمی‌کند (Pretzsch, 2019). استراتژی بوم‌شناختی این گونه‌ها مبتنی بر اشغال زود هنگام فضای قابل توجه و حفظ آن در طول عمر است. این ویژگی در توده‌های خالص منجر به تراکم پایین اولیه و خودتنک‌شدگی زود هنگام می‌شود، زیرا تاج‌های پهن به سرعت با یکدیگر برخورد می‌کنند (Forrester, 2019). با این حال، در توده‌های آمیخته، حضور گونه‌های نوع ب در کنار گونه‌های با تاج باریک‌تر (نوع الف یا ج) می‌تواند مؤثر باشد، به شرطی که لایه‌بندی عمودی تاج پوشش به گونه‌ای باشد که تاج پهن نوع ب در لایه بالایی قرار گیرد و گونه‌های دیگر در زیر آن مستقر شوند (del Río et al., 2016).

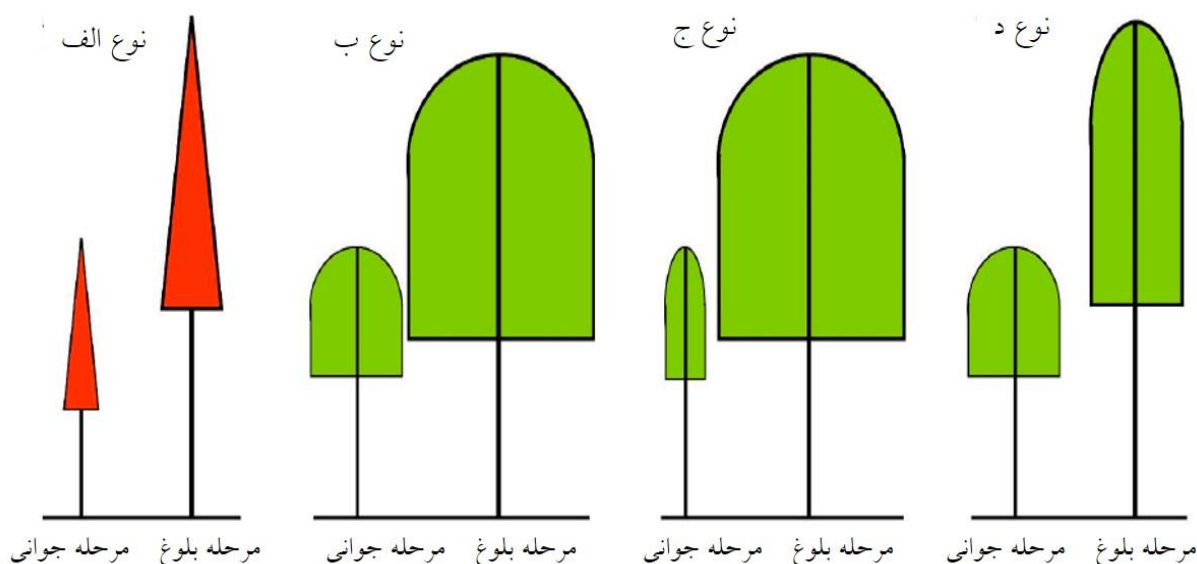
نوع ج: تاج کوچک در آغاز با گسترش تدریجی - نوع ج (مانند راش اروپایی) از نظر بوم‌شناختی جذاب‌ترین الگو را نشان می‌دهد. این گونه‌ها با مقدار پایین $a CPA, d$ (تاج باریک در مرحله جوانی) و مقدار بالای $\beta CPA, d$ (گسترش سریع و پیوسته تاج با افزایش اندازه تنه) مشخص می‌شوند (Pretzsch & Dieler, 2012). استراتژی دوگانه این گونه‌ها بسیار موفق است: در مرحله جوانی، نیاز کم به فضای رشد امکان بقای بالا در زیر تاج پوشش متراکم و تراکم جمعیت زیاد را فراهم می‌کند. با افزایش سن و اندازه، گسترش تدریجی تاج به درخت اجازه می‌دهد تا به تدریج فضای بیشتری را اشغال کرده، همسایگان را سرکوب کند و در نهایت به درخت غالب در توده تبدیل شود (Riofrío et al., 2017). این ویژگی، نوع ج را به یک گونه سایه‌پسند رقابتی تبدیل می‌کند که در توده‌های آمیخته می‌تواند به تدریج سایر گونه‌ها را تحت فشار قرار دهد. نکته مهم این است که در توده‌های آمیخته، گونه‌های نوع C تاج خود را حتی پهن‌تر و طولانی‌تر از حالت خالص توسعه می‌دهند (افزایش بیشتر CPA/d و cl/h) که به افزایش تولید کل توده کمک می‌کند (Pretzsch, 2019).

نوع د: تاج بزرگ اولیه با گسترش محدود - گونه‌های نوع د (مانند توس نقره‌ای) با مقدار بالای $a CPA, d$ و مقدار متوسط تا پایین $\beta CPA, d$ مشخص می‌شوند. این درختان از مرحله جوانی تاجی نسبتاً بزرگ دارند، اما گسترش بعدی تاج با افزایش اندازه تنه محدود است (Loehle, 2025). استراتژی این گونه‌ها بیشتر به عنوان گونه‌های پیشگام شناخته می‌شود که نیاز به اشغال سریع فضا در مراحل اولیه جانشینی دارند. در توده‌های خالص، نوع د تراکم متوسط تا پایینی دارد و خودتنک‌شدگی نسبتاً زود هنگام رخ می‌دهد. در توده‌های آمیخته، حضور نوع D در کنار نوع C می‌تواند ترکیبی بسیار مؤثر باشد: توس با تاج اولیه بزرگ خود، لایه بالایی تاج پوشش را تشکیل می‌دهد، در حالی که راش با گسترش تدریجی تاج خود در زیر آن، فضای خالی را به تدریج پر می‌کند (Forrester, 2019).



شکل ۲. رابطه آلومتریک $\alpha_{cpa,d} = a \cdot d^{\alpha_{cpa,d}}$ برای چهار نوع اصلی توسعه تاج که در (الف) نمایش خطی و در (ب) نمایش دوبل لوگاریتمی نشان داده شده است. منحنی های A-D با توسعه اندازه و شکل درختان از مرحله جوانی تا بلوغ که در شکل ۳ نشان داده شده اند، مطابقت دارند.

تاج های بزرگ (نوع B و D) می توانند جمع آوری بهتر آب و رسوب را ممکن سازند، به طوری که درختان همسایه را از رقابت خارج کرده یا حداقل آنها را سرکوب کنند و از رشد گیاهان رقابتی در سطح جنگل جلوگیری کنند. از طرف دیگر، تاج های بزرگ به معنای هزینه های نگهداری بالاتر و تعداد کمتر افراد در یک جمعیت هستند (Forrester, 2019). در مقابل، نوع C رفتاری بسیار موفق با نیاز کم به فضای رشد در مرحله جوانی، تعداد بالای جمعیت و بقای بالا را نشان می دهد. با پیشرفت توسعه توده، تاج های این نوع به طور گسترده ای گسترش می یابند و به تسلط در مرحله تجدید نسل، سرکوب موفق دیگران و برازندگی بالا از طریق تولید نسل های بیشتر در نسل بعدی کمک می کنند (Pretzsch, 2019).

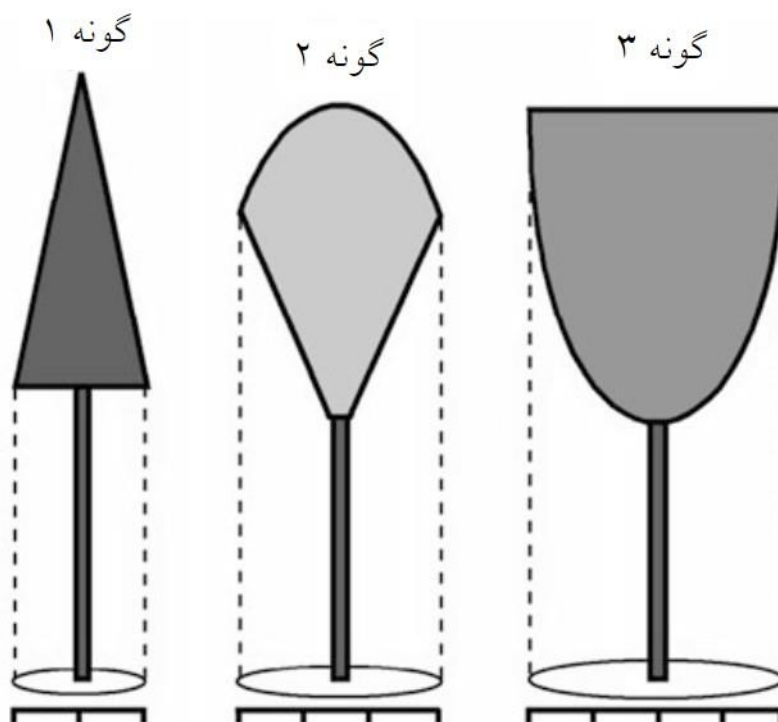


شکل ۳. تجسم ۴ نوع اصلی آلومتری عرض تاج $(cpa = a \times d^{\alpha_{cpa,d}})$ از مرحله جوانی (y) تا مرحله بلوغ (m) درختان. (الف) تاج باریک به طور پیوسته از مرحله جوانی تا مرحله بلوغ، همراه با مقادیر کم $\alpha_{cpa,d}$ و $a_{cpa,d}$ (منحنی های A در شکل ۲b). (ب) تاج بزرگ به طور پیوسته از مرحله جوانی تا مرحله بلوغ، همراه با مقادیر بالای $a_{cpa,d}$ و مقادیر کم $\alpha_{cpa,d}$ (منحنی های B در شکل ۲b). (ج) تاج کوچک در ابتدا که با پیشرفت رشد اندازه گسترش می یابد، همراه با مقادیر کم $a_{cpa,d}$ ولی مقادیر بالای $\alpha_{cpa,d}$ (منحنی های C در شکل ۲b). (د) تاج های نسبتاً بزرگ در مرحله جوانی و گسترش متوسط با توسعه بیشتر اندازه، همراه با مقادیر بالای $a_{cpa,d}$ ولی مقادیر کم $\alpha_{cpa,d}$ (منحنی های D در شکل ۲b).

ضریب آلومتریک $aCPA,d$ عمدتاً مکمل فضایی را در یک نقطه زمانی خاص یا در یک مرحله خاص از توسعه توده منعکس می‌کند، در حالی که $\beta CPA,d$ توسعه شکل و هرگونه تغییر در تکامل یا شباهت آشیان اکولوژیک را در طول زمان نشان می‌دهد (Pretzsch & Dieler, 2012). از این رو، ترکیبی از دو گونه، یکی از نوع C و دیگری از نوع D (برای مثال، راش اروپایی و توس نقره‌ای) به دلیل مقادیر متفاوت $\beta CPA,d$ آنها، ممکن است در طول زمان فضای محدود را به طور کامل‌تر و مکمل‌تری نسبت به ترکیب‌های نوع B و C استفاده کنند. این مکمل‌گرایی در نمای آلومتریک، مبنای نظری برای افزایش تراکم و تولید در جنگل‌های آمیخته نسبت به توده‌های خالص است (Loehle, 2025; Forrester, 2019).

تغییر در آلومتری تاج در بین گونه‌ای در مقایسه با محیط‌های درون گونه‌ای

آمیختگی گونه‌های درختی می‌تواند رقابت درخت را به میزان قابل توجهی کاهش دهد و گسترش جانبی تاج آن را افزایش دهد حتی زمانی که تراکم توده در حالت آمیخته برابر با خالص باشد (Jucker et al. 2015; Dieler and Pretzsch 2013). رفتار امتداد تاج جانبی و عمودی در توده‌های آمیخته و خالص از ارتباط ویژه‌ای برای پویایی توده، کارایی منطقه در حال رشد و قابلیت تولید توده است. این امر هم رشد درخت و هم اشغال فضای آن و فشار رقابت بر روی همسایگانش را تعیین می‌کند.

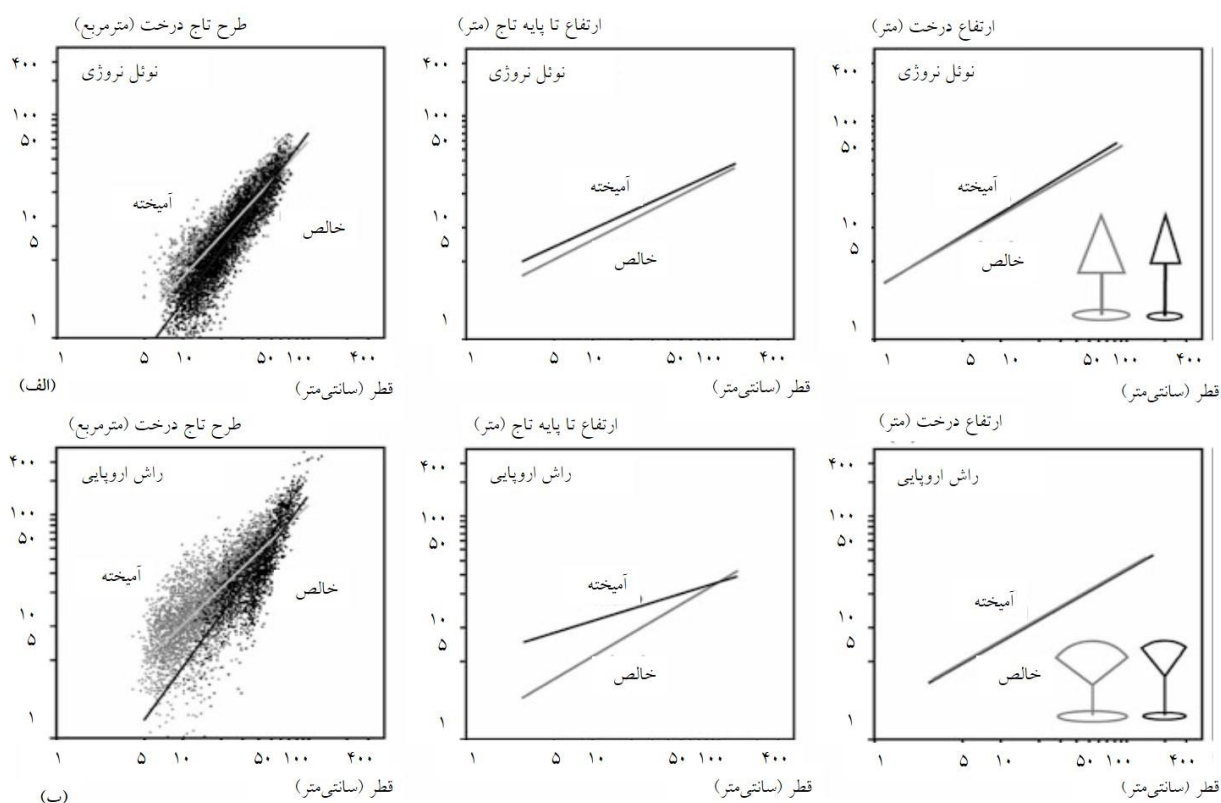


شکل ۴. شکل تاج درخت می‌تواند شبیه مخروط‌های باریک (گونه ۱)، چترهای باز (گونه ۲)، یا کاسه‌های بسیار پهن (گونه ۳) باشد (Pretzsch 2017b). به همین ترتیب، شعاع تاج، قطر تاج و سطح برآمدگی آنها می‌تواند به طور قابل توجهی متفاوت باشد، و تراکم آنها در توده آمیخته در مقایسه با پایه‌های خالص ممکن است بیشتر باشد (به شکل ۶).

ما از داده‌های آزمایش‌های طولانی مدت باواریا در توده‌های خالص و آمیخته نوئل نروژ و راش اروپایی (Pretzsch and Schütze 2009) برای بررسی دقیق هرگونه تغییر در مورفولوژی ناشی از رقابت بین گونه‌ای استفاده می‌کنیم. شکل ۵ نشان می‌دهد که امتداد تاج جانبی و عمودی (الف) نوئل نروژ و (ب) راش اروپایی در توده‌های آمیخته بیشتر از توده‌های خالص است. مقیاس بندی بین cpa و d در توده‌های آمیخته کم عمق‌تر از توده‌های خالص است اما در سطح بالاتری در توده آمیخته قرار دارد (شکل ۵ الف). با افزایش اندازه، مجموعه‌ها از این نظر شبیه‌تر می‌شوند، یعنی در توده‌های جوان و میانسال، گونه‌ها از رقابت

بین گونه‌ای سود می‌برند، اما در توده‌های بالغ، که تاج‌ها محدودتر هستند، گستره تاج شبیه به هم می‌شود. مقدار روابط آلومتریک در توده‌های آمیخته به طور قابل توجهی با درختان موجود در توده خالص متفاوت است. تاج‌ها در توده آمیخته در مقایسه با توده‌های خالص به طور قابل توجهی طولانی‌تر هستند. در مقابل، آلومتری h-d با آمیختگی گونه‌ها فقط اندکی اصلاح می‌شود. توجه داشته باشید که با مقایسه رفتار گونه‌ها بر اساس مقیاس بندی آنها، تفاوت‌های اندازه حذف می‌شوند.

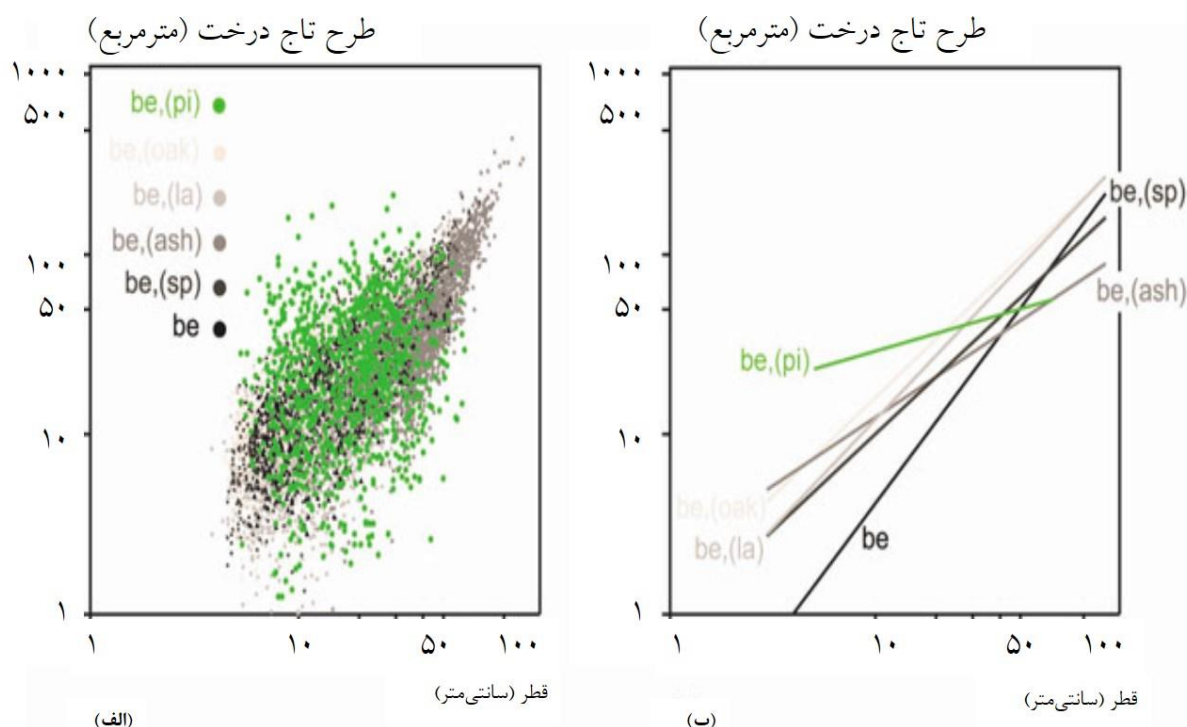
تجزیه و تحلیل آلومتری cpa-d راش در توده‌های خالص در مقایسه با راش در توده آمیخته با نوئل نروژی، کاج اروپایی، زبان گنجشک، بلوط سیسیل، و کاج اسکاتلندی تفاوت‌های چشمگیری را نشان می‌دهد (شکل ۴). این تجزیه و تحلیل بر اساس توده‌های متراکم بدون تنک شدن یا فقط تنک شدن سبک است. است که یک راش اروپایی همسایه تاج راش را بیش از هر گونه دیگری از گونه‌های مورد تجزیه و تحلیل محدود می‌کند. برای یک راش با قطر ساقه ۲۵ سانتی متر، معادله آلومتریک نشان داده شده در شکل ۴ (be) سطح برآمدگی تاج را ۱۷ متر مربع پیش بینی می‌کند. راش‌هایی با قطر ساقه یکسان وقتی با نراد، لاریکس، بلوط یا کاج توده آمیخته می‌شوند، به ۴۵ cpa متر مربع می‌رسد.



شکل ۵. آلومتری تاج (الف) نوئل نروژی و (ب) راش اروپایی در توده‌های آمیخته (خاکستری) در مقایسه با توده‌های خالص (سیاه). آمیختگی به طور قابل توجهی گسترش جانبی و عمودی تاج را از نظر رابطه بین طرح تاج درخت، و قطر درخت، و بین ارتفاع تاج پایه و قطر درخت افزایش می‌دهد. به سختی رابطه بین ارتفاع درخت، ارتفاع و قطر درخت را تغییر می‌دهد.

رتبه بندی همسایگان از نظر تأثیر بر محدودیت تاج به صورت راش < زبان گنجشک < نوئل < لاریکس < بلوط < کاج است. برای راش اروپایی، آمیختگی با هر یک از گونه‌های دیگر به معنای کاهش رقابت از نظر گسترش تاج به معنای Kelty (۱۹۹۲) و Vandermeer (۱۹۹۲) است. به عبارت دیگر، نوئل نروژی، بلوط سیسیل یا کاج اسکاتلندی همسایه به معنای کاهش محدودیت تاج در مقایسه با راش همسایه است. این مطابق با یافته‌های پرتزش و بیبر (۲۰۰۵) است که خود تنک‌شوندگی در توده‌های خالص راش بالاترین و در سایر گونه‌های درختی بسیار کمتر است.

درختان منفرد پهن‌برگ و جدا از تمایل اندک به بیضی شکل ناشی از تابش یک طرفه خورشیدی در عرض‌های جغرافیایی شمالی یا جنوبی، تاج‌های نسبتاً دایره‌ای دارند. تقارن تاج‌های آنها نشان دهنده گسترش جانبی بدون مانع یا حداقل محدودیت همگن همه جانبه، برای مثال، توسط آب، نور، یا مواد غذایی است (Møller and Swaddle 1997). هنگام مقابله با انبوهی، تاج‌ها ممکن است امتداد جانبی خود را با شرایط همسایگی غالب خود تطبیق دهند و به طور فزاینده‌ای تقارن معمولی برای رشد منفرد را از دست بدهند. گونه‌هایی با انعطاف‌پذیری تاج بالاتر می‌توانند با اشغال آشیان‌های نوظهور، نفوذ به تاج‌های همسایه یا حتی لبه زدن همسایگان تا حدی بر محدودیت خود غلبه کنند.



شکل ۶. رابطه آلومتری بین طرح تاج درخت، cpa، و قطر درخت، d، برای راش اروپایی در توده‌های خالص (سیاه) و تغییر در آلومتری زمانی که راش با نوئل نروژی توده آمیخته می‌شود، لاریکس، زبان گنجشک، بلوط سیسیل و کاج اسکاتلندی.

نقشه‌های تاج توده‌های خالص و توده‌های آمیخته نوئل نروژ و راش اروپایی و بلوط سیسیل و راش اروپایی در قطعات بلندمدت در آلمان با اندازه‌گیری هشت شعاع تاج می‌تواند برای نشان دادن تفاوت‌های بین پویایی تاج در محیط‌های درون و بین گونه‌ای استفاده شود (جدول ۱).

نسبت cpa/sa در جدول ۱ نشان می‌دهد که، به جز راش زمانی که با بلوط توده آمیخته می‌شود، هر سه گونه می‌توانند به طور قابل توجهی تاج‌های خود را بسیار فراتر از سطح توده خود در هنگام رشد در توده آمیخته در مقایسه با توده‌های خالص گسترش دهند. نسبت rmin/rmax نشان می‌دهد که در مقایسه با گونه‌های دیگر، نواحی برآمدگی تاج راش عمدتاً کمتر دایره‌ای هستند، یعنی دندانه‌دارتر. آمیختگی به طور قابل توجهی چرخش را در مورد نوئل افزایش می‌دهد ($p > 0.01$)، چرخش راش را کاهش می‌دهد ($p > 0.01$)، و چرخش تاج‌های بلوط را بدون هیچ تاثیری رها می‌کند.

خروج از مرکز تاج، ecc، با فاصله استاندارد شده بین مرکز ثقل ناحیه برآمدگی تاج و موقعیت درخت (Pretzsch 2014) نشان داده می‌شود. مقادیر ecc برای راش بالاترین میزان است، مخصوصاً زمانی که در توده‌های آمیخته رشد می‌کنند. مقادیر ۵/۷-۷/۴ = ecc نشان می‌دهد که درختان راش دارای تاج‌های منعطف برای جذب منابع هستند، حتی در فاصله ای دور از موقعیت ساقه

خود. اندازه گیری ها نشان می دهند که مورفولوژی تاج می تواند به طور قابل توجهی از رقابت درون گونه ای به رقابت بین گونه ای تغییر کند و اشغال فضای گونه های آمیخته را به روش خاص آن گونه آغاز کند.

جدول ۲. گسترش جانبی تاج درختان منفرد در توده های جنگلی توده آمیخته و خالص نوئل نروژی و راش اروپایی (بالا) و بلوط سیسیل و

راش اروپایی

ترکیب گونه		N. spruce		E. beech		E. beech	
توده آمیخته		خالص		خالص		خالص/آمیخته	
۴۶۳۶	۳۶۲۳	۱/۲۲	۰/۹۸	۱/۸۴	۱/۳۲	۴۸۴۵	۳۱۷۳
cpa/sa	(m ² m ⁻²)	۰/۹۸	۱/۲۴	۱/۸۴	۱/۳۲	۴۸۴۵	۳۱۷۳
rmin/rmax	m m ⁻¹	۰/۵۱	۰/۴۳	۰/۳۶	۰/۳۸	۰/۹۵	۰/۹۵
ecc	(cm cm ⁻¹)	۱/۸	۱/۹	۵/۷	۴/۴	۱/۳	۱/۳
تعداد	درختان	۲۳۲۶	۳۱۷۳	۱۵۵۹	۲۸۸۸	۱۵۵۹	۲۸۸۸
cpa/sa	(m ² m ⁻²)	۱/۴۸	۱/۳۲	۱/۳۹	۰/۹	۱/۵۴	۰/۹
rmin/rmax	m m ⁻¹	۰/۳۵	۰/۳۸	۰/۳۸	۰/۳۸	۱	۰/۳۸
ecc	(cm cm ⁻¹)	۷/۴	۴/۴	۳/۳	۳/۱	۱/۰۶	۳/۱

داده ها از اندازه گیری های پیش بینی تاج در قطعه های آزمایشی در بایرن (جنوب آلمان) به دست آمدند.

حروف درشت کوچک (a و c) در پشت خطاهای استاندارد نشان می دهد که دو آزمون t نمونه در راش تفاوت معنی داری (به ترتیب در سطح $p < ۰/۰۵$ و $p < ۰/۰۰۱$) بین رفتار گونه در توده های آمیخته در مقابل خالص نشان داد. نسبت cpa/sa cpa/sa نشان دهنده گسترش تاج در رابطه با سطح توده است. چرخش تاج rmin/rmax بر حسب نسبت بین بزرگترین به کوتاه ترین شعاع. خروج از مرکز تاج ecc که با فاصله استاندارد شده بین مرکز ثقل ناحیه برآمدگی تاج و موقعیت درخت نشان داده می شود.

مکمل گرایی در ترکیب انواع مختلف تاج

یکی از مهم ترین یافته های این مرور، شناسایی این اصل است که ترکیب گونه هایی با انواع آلومتریک متفاوت (به ویژه انواع ج و د) می تواند منجر به بسته بندی مکمل تاج و افزایش کارایی استفاده از فضا شود (Pretzsch, 2019). همان طور که در شکل های ۲ و ۳ مشاهده می شود، تفاوت در مقادیر $\beta CPA, d$ (نمای آلومتریک) میان گونه ها تعیین می کند که آیا دو گونه در طول زمان به صورت همگرا (رقابت شدید) یا واگرا (مکمل گرایی) از فضای موجود استفاده می کنند.

مطالعات تجربی نشان داده اند که ترکیب نوع ج (راش با $\beta CPA, d$ بالا) و نوع د (توس با $\beta CPA, d$ پایین) یکی از مطلوب ترین ترکیب ها در جنگل های اروپای مرکزی است (del Río et al., 2016). در این ترکیب، توس با تاج اولیه بزرگ خود، سریعاً فضای بالایی را اشغال می کند، در حالی که راش در زیر سایه آن مستقر می شود. با گذشت زمان، توس به عنوان گونه ای کوتاه عمر تدریجاً از توده خارج می شود و راش با گسترش تاج خود فضای خالی را پر می کند. این فرایند منجر به استفاده پیوسته و کارآمد از نور در کل دوره رویش می شود و در نتیجه موجودی سرپای کل توده از میانگین توده های خالص هر دو گونه بیشتر می شود (Forrester, 2019). در مقابل، ترکیب دو گونه از نوع B (مانند ممرز و ملج) که هر دو دارای $a CPA, d$ بالا و $\beta CPA, d$ پایین هستند، اغلب به رقابت شدید و خودتک شدگی زود هنگام منجر می شود، زیرا هر دو گونه از ابتدا تاجی پهن داشته و به صورت همزمان به فضای مشابهی نیاز دارند (Riofrío et al., 2017). به همین ترتیب، ترکیب دو گونه از نوع C (مانند راش و ممرز سایه تحمل) نیز می تواند مشکل ساز باشد، زیرا هر دو گونه تمایل به گسترش تدریجی و پهن تاج دارند و در طول زمان به شدت برای فضای لایه میانی و بالایی رقابت می کنند.

پیامدهای ترکیب انواع تاج برای تراکم و خودتنک‌شدگی

سنتز مطالعات مورد بررسی نشان می‌دهد که انتخاب ترکیب گونه‌ها بر اساس انواع آلومتریک تاج، پیامدهای مستقیمی بر تراکم قابل دستیابی و الگوی خودتنک‌شدگی توده دارد (Pretzsch, 2019). در توده‌های خالص، بیشترین تراکم ممکن به ترتیب در گونه‌های نوع الف (بیشترین تراکم)، نوع C (تراکم متوسط)، نوع د (تراکم متوسط به پایین) و نوع ب (کمترین تراکم) مشاهده می‌شود.

با این حال، در توده‌های آمیخته، این ترتیب می‌تواند تغییر کند. ترکیب نوع A (نوئل با تاج باریک) و نوع C (راش با گسترش تدریجی) می‌تواند تراکمی قابل مقایسه با توده خالص نوع الف و حتی بالاتر از آن تولید کند، زیرا تاج‌های باریک نوئل امکان قرارگیری راش‌های جوان را در فواصل نزدیک فراهم می‌کنند (Loehle, 2025). ترکیب نوع ج و د، همان‌طور که اشاره شد، به دلیل استفاده مکمل از لایه‌های عمودی، می‌تواند تراکمی بالاتر از هر یک از توده‌های خالص به تنهایی ایجاد کند (del Río et al., 2016).

از نظر خودتنک‌شدگی، مهم‌ترین یافته این است که خط خودتنک‌شدگی در توده‌های آمیخته با ترکیب گونه‌های دارای انواع آلومتریک مکمل، به طور قابل توجهی به سمت راست (تراکم بالاتر) جابه‌جا می‌شود (Pretzsch, 2019). به عبارت دیگر، توده آمیخته می‌تواند تعداد درخت بسیار بیشتری را در واحد سطح تحمل کند قبل از اینکه مرگ‌ومیر ناشی از رقابت آغاز شود. این پدیده به وضوح در ترکیب راش-توس و راش-کاج مشاهده شده است. شیب خط خودتنک‌شدگی نیز ممکن است از مقدار کلاسیک $2/3$ - $1/5$ (به مقادیر کمتر منفی مانند $1/3$ - یا $1/2$ -) تغییر کند که نشان‌دهنده کارایی بالاتر استفاده از فضای موجود است (Forrester, 2019).

نقش عوامل محیطی و مدیریتی در تعدیل آلومتری تاج

مرور مطالعات نشان می‌دهد که الگوهای آلومتری تاج توصیف‌شده برای انواع الف تا د، در شرایط محیطی مختلف و تحت تأثیر مداخلات مدیریتی، دچار تعدیل می‌شوند (Bohnhorst et al., 2024). شرایط خشکی می‌تواند باعث کاهش نسبت CPA/d در گونه‌های حساس به خشکی (مانند راش) شود، زیرا درختان برای کاهش تبخیر و تعرق، تاج خود را باریک‌تر نگه می‌دارند. در مقابل، گونه‌های مقاوم به خشکی مانند کاج ممکن است در شرایط کم آبی، نسبت h/d را کاهش داده (تنومندتر شوند) و پایداری مکانیکی خود را افزایش دهند.

مدیریت تنک کردن نیز تأثیر قابل توجهی بر آلومتری تاج دارد. تنک کردن از پایین در توده‌های خالص، با حذف درختان مغلوب، فضای بیشتری برای تاج‌پوشش درختان باقیمانده فراهم می‌کند و منجر به افزایش نسبت CPA/d و cl/h می‌شود (Riofrío et al., 2017). در توده‌های آمیخته، تنک کردن انتخابی که بر حذف درختان یک گونه خاص متمرکز است، می‌تواند به طور چشمگیری آلومتری گونه دیگر را تغییر دهد. به عنوان مثال، حذف کاج‌های مزاحم در یک توده آمیخته کاج-راش باعث می‌شود که راش‌های زیراشکوب تاج خود را به سرعت به سمت بالا و طرفین گسترش دهند (افزایش شدید CPA/d و cl/h) و ظرف چند سال فضای خالی را پر کنند (Pretzsch, 2019).

تراکم اولیه کاشت نیز یکی از مهم‌ترین عوامل تعیین‌کننده مسیر توسعه آلومتری تاج است. کاشت با تراکم بالا، درختان را مجبور به کشیدگی عمودی (افزایش h/d) و کاهش گسترش افقی تاج (کاهش CPA/d) می‌کند. این وضعیت در گونه‌های نوع A به خوبی تحمل می‌شود، اما در گونه‌های نوع ج و د می‌تواند منجر به عدم تعادل و افزایش خطر شکست مکانیکی در مراحل بعدی رشد شود (Loehle, 2025). برعکس، کاشت با تراکم پایین، تاج‌های پهن‌تری تولید می‌کند که کیفیت چوب (افزایش گره) را کاهش می‌دهد اما پایداری مکانیکی را افزایش می‌دهد.

کاربرد عملی طبقه‌بندی انواع تاج در مدیریت جنگل

یافته‌های این مرور نشان می‌دهد که طبقه‌بندی گونه‌ها بر اساس چهار نوع اصلی آلومتری تاج (الف تا د) می‌تواند به عنوان ابزاری عملی در مدیریت جنگل‌های آمیخته مورد استفاده قرار گیرد (Pretzsch, 2019). برای هر ترکیب از انواع، توصیه‌های مدیریتی مشخصی قابل ارائه است.

در ترکیب نوع الف با نوع ج (مانند نوئل و راش)، به دلیل نیاز کم اولیه نوع ج به فضای رشد، می‌توان تراکم اولیه نسبتاً بالایی در نظر گرفت. با گذشت زمان، راش به تدریج تاج خود را گسترش می‌دهد و ممکن است به نوئل‌های مجاور فشار وارد کند. بنابراین، تنک کردن تدریجی نوئل در مراحل میانی رویش توصیه می‌شود تا فضای کافی برای گسترش تاج راش فراهم شود (del Río et al., 2016). در ترکیب نوع ب با نوع ج (مانند ممرز و راش)، هر دو گونه تمایل به تاج پهن دارند، اما ممرز از ابتدا تاج پهن‌تری دارد. در این ترکیب، فاصله کاشت باید بیشتر از حالت خالص در نظر گرفته شود و تنک کردن زودهنگام ممرز برای جلوگیری از سرکوب راش ضروری است (Riofrío et al., 2017).

ترکیب نوع ج با نوع د (مانند راش و توس) همان‌طور که پیشتر اشاره شد، یکی از بهترین ترکیب‌ها است. توس به عنوان گونه پیشگام، تاج پهن اولیه خود را سریعاً توسعه می‌دهد و سایه‌ای نسبی برای استقرار راش فراهم می‌کند. با نزدیک شدن توس به سن بلوغ و کاهش رشد، راش تاج خود را گسترش داده و تدریجاً جایگزین توس می‌شود. در این ترکیب، مداخله مدیریتی حداقل است و فرایند جانشینی طبیعی می‌تواند بدون دخالت پیش رود (Forrester, 2019). ترکیب نوع الف با نوع د (مانند نوئل و توس) برای تولید چوب با کیفیت مناسب است: توس تاج پهن خود را در لایه بالایی گسترش می‌دهد و نوئل با تاج باریک در زیر آن رشد می‌کند و تنه‌ای بلند و بدون شاخه (با کیفیت بالا) تولید می‌کند (Pretzsch & Dieler, 2012).

محدودیت‌های دانش موجود و شکاف‌های تحقیقاتی

علیرغم پیشرفت‌های قابل توجه در درک آلومتری تاج در جنگل‌های آمیخته، این مرور چندین شکاف تحقیقاتی مهم را آشکار می‌سازد. نخست، اکثریت قریب به اتفاق مطالعات بر روی گونه‌های اروپایی متمرکز هستند و داده‌های تجربی از جنگل‌های هیرکانی و زاگرس بسیار اندک است (Sagheb-Talebi et al., 2014). در حالی که اصول بوم‌شناختی قابلیت تعمیم دارند، مقادیر عددی خاص ضرایب آلومتریک ($\beta CPA, d$ و $\alpha CPA, d$) برای گونه‌های ایرانی (مانند راش شرقی *Fagus orientalis*، بلوط ایرانی *Quercus brantii*، ممرز *Carpinus betulus* و افرا *Acer spp.*) تقریباً ناشناخته است. دوم، تأثیر تغییر اقلیم بر آلومتری تاج به ویژه در جنگل‌های آمیخته هنوز به خوبی درک نشده است. مطالعات موجود عمدتاً کوتاه‌مدت بوده و عمدتاً بر روی گونه‌های منفرد متمرکز شده‌اند (Bohnhorst et al., 2024). نیاز فوری به مطالعات بلندمدت و شبیه‌سازی‌هایی وجود دارد که اثر متقابل خشکی، دما و ترکیب گونه‌ها را بر الگوهای توسعه تاج بررسی کنند. سوم، نقش ریشه در آلومتری تاج (که در شکل ۱ بخش ب نشان داده شده است) به ندرت در مطالعات هم‌زمان با تاج هوایی مورد بررسی قرار گرفته است. ارتباط بین معماری ریشه و تاج در شرایط رقابت و تنش، یکی از موضوعات کمتر شناخته‌شده در بوم‌شناسی جنگل است (Loehle, 2025). چهارم، تأثیر روش‌های مختلف تنک کردن بر آلومتری تاج در بلندمدت نیاز به پژوهش بیشتری دارد. بیشتر مطالعات موجود اثرات کوتاه‌مدت (کمتر از ۱۰ سال) را گزارش کرده‌اند، در حالی که پاسخ کامل درختان به ایجاد فضا ممکن است دهه‌ها طول بکشد (Riofrío et al., 2017). پنجم، توسعه مدل‌های پیش‌بینی‌کننده که بتوانند با استفاده از داده‌های اولیه (مانند قطر و ارتفاع در سنین پایین) الگوی توسعه تاج را برای یک ترکیب گونه‌ای خاص پیش‌بینی کنند، هنوز در مراحل اولیه قرار دارد (Pretzsch, 2019).

بحث

یافته‌های این مرور مروری، تصویر روشنی از نقش محوری آلومتری تاج در تعیین ساختار، پویایی و قابلیت تولید جنگل‌های آمیخته در مقایسه با توده‌های خالص ارائه می‌دهد. مهم‌ترین دستاورد این مطالعه، حل تناقض ظاهری بین تاج‌های پهن‌تر در جنگل‌های

آمیخته و تراکم بالاتر آنهاست. این تناقض از طریق مفهوم بسته‌بندی مؤثرتر تاج که ریشه در تفاوت‌های نمای آلومتریک ($\beta CPA, d$) میان گونه‌ها دارد، تبیین می‌شود (Loehle, 2025; Pretzsch, 2019). یافته‌های ما با مطالعات پیشین در زمینه آلومتری تاج همخوانی دارد Pretzsch و Dieler (2012) اولین بار نشان دادند که ضرایب آلومتریک نه تنها در میان گونه‌ها متفاوت است، بلکه تحت تأثیر ترکیب توده نیز تغییر می‌کند. del Río و همکاران (۲۰۱۶) در مروری گسترده بر جنگل‌های آمیخته اروپا، به افزایش تولید در ترکیب‌های مکمل اشاره کردند، اما مکانیسم آلومتریک این پدیده را به طور کامل تبیین ننمودند. مطالعه حاضر با معرفی چهار نوع اصلی توسعه تاج و تحلیل رفتار هر یک در ترکیب با دیگران، این شکاف را پر می‌کند. از منظر نظری، این یافته‌ها نظریه کلاسیک خودتنک‌شدگی (Yoda et al., 1963) را که خط خودتنک‌شدگی با شیب $-2/3$ را برای همه توده‌ها پیش‌بینی می‌کند، به چالش می‌کشد. همان‌طور که Forrester (2019) نیز اشاره کرده است، شیب خط خودتنک‌شدگی در توده‌های آمیخته می‌تواند به طور قابل توجهی از مقدار کلاسیک منحرف شود و این انحراف مستقیماً با تفاوت در نمای آلومتریک ($\beta CPA, d$) (میان گونه‌ها مرتبط است. به عبارت دیگر، هر چه دو گونه از نظر الگوی توسعه تاج واگراتر باشند (مانند نوع ج در مقابل نوع د)، بسته‌بندی مکمل‌تر و شیب خط خودتنک‌شدگی ملایم‌تر (کمتر منفی) خواهد بود. مقایسه چهار نوع توسعه تاج با طبقه‌بندی‌های پیشین از استراتژی‌های بوم‌شناختی درختان (مانند طبقه‌بندی Grime در مورد استراتژی‌های رقابتی، تحمل‌کننده و مقاوم) نشان می‌دهد که نوع ج (راش) معادل استراتژی تحمل‌کننده رقابتی است، نوع د (توس) معادل رقابتی-پیشگام، نوع الف (نوئل) معادل تحمل‌کننده-مقاوم و نوع ب (ممرز) معادل رقابتی-فرصت‌طلب است (Grime, 2001). با این حال، طبقه‌بندی مبتنی بر آلومتری تاج مزیت این را دارد که مستقیماً قابل اندازه‌گیری، کمی و قابل استفاده در مدل‌های رشد است. پیامدهای عملی این یافته‌ها برای جنگل‌داری قابل توجه است. نخست، در طراحی جنگل‌کاری‌های آمیخته، انتخاب گونه‌هایی با انواع آلومتریک مکمل (به ویژه ترکیب ج و د) می‌تواند بدون نیاز به دخالت‌های شدید مدیریتی، به تراکم و تولید بالاتر منجر شود (Pretzsch, 2019). دوم، در جنگل‌های طبیعی تخریب‌یافته زاگرس که عمدتاً تحت سلطه بلوط ایرانی (احتمالاً نوع ب یا ج) هستند، معرفی گونه‌های مکمل مانند پسته وحشی (احتمالاً نوع الف) یا بادام کوهی (احتمالاً نوع د) می‌تواند با ایجاد بسته‌بندی مؤثرتر تاج، هم پایداری توده را افزایش دهد و هم کیفیت تنه بلوط را بهبود بخشد (Pourhashemi et al., 2013; Sagheb-Talebi et al., 2014). سوم، تغییر اقلیم ممکن است توزیع انواع آلومتری تاج را تغییر دهد. گونه‌های نوع الف (نوئل) که تاج باریک و نیاز کم به فضا دارند، ممکن است در شرایط خشکی مزیت نسبی پیدا کنند، در حالی که گونه‌های نوع ج (راش) با نیاز بالای فضایی در مراحل بعدی رشد، ممکن است با محدودیت مواجه شوند (Bohnhorst et al., 2024). با این حال، این مطالعه با محدودیت‌هایی مواجه است. بیشتر داده‌های مورد استفاده از مناطق معتدل اروپا جمع‌آوری شده‌اند و تعمیم نتایج به مناطق دیگر مانند جنگل‌های هیرکانی و زاگرس نیازمند احتیاط و اعتبارسنجی محلی است. همچنین، مطالعات طولانی‌مدت (بیش از ۵۰ سال) که تغییرات آلومتری تاج را در طول یک دوره رویش کامل دنبال کرده باشند، اندک هستند. در نهایت، نقش تنوع ژنتیکی درون گونه‌ای در تعدیل آلومتری تاج تقریباً نادیده گرفته شده است.

نتیجه‌گیری

این مقاله مروری با هدف بررسی نقش آلومتری تاج درختان در تعیین پویایی، تراکم و خودتنک‌شدگی جنگل‌های آمیخته در مقایسه با توده‌های خالص انجام شد. بر اساس سنتز مطالعات تجربی و مدل‌سازی از اروپای مرکزی و با تعمیم به جنگل‌های ایران، نتایج زیر به عنوان مهم‌ترین یافته‌ها قابل ارائه است:

نخست، آلومتری تاج درختان در جنگل‌های آمیخته به طور نظام‌مندی با توده‌های خالص متفاوت است. نسبت مساحت طرح تاج به قطر (CPA/d) و نسبت طول تاج به ارتفاع کل (cl/h) در توده‌های آمیخته افزایش می‌یابد، در حالی که تغییرات نسبت ارتفاع به قطر (h/d) به ویژگی‌های گونه‌ای بستگی دارد.

دوم، تناقض ظاهری بین تاج‌های پهن‌تر و تراکم بالاتر در جنگل‌های آمیخته از طریق مفهوم بسته‌بندی مؤثرتر تاج حل می‌شود. تفاوت در نمای آلومتریک ($\beta CPA, d$) میان گونه‌ها امکان استفاده مکمل از فضای عمودی و افقی را فراهم می‌کند که منجر به تراکم بالاتر، خودتنک‌شدگی دیرتر و موجودی بیشتر می‌شود.

سوم، چهار نوع اصلی توسعه تاج (الف تا د) بر اساس مقادیر $\beta CPA, d$ و $\alpha CPA, d$ قابل تعریف هستند که هر یک استراتژی بوم‌شناختی مشخصی را بازتاب می‌دهند. ترکیب گونه‌هایی با انواع آلومتریک مکمل (به ویژه نوع ج با نوع د) موفق‌ترین نتایج را در جنگل‌های آمیخته به همراه دارد.

چهارم، ضرایب هم‌ارزی مبتنی بر مساحت طرح تاج، ابزاری عملی و قدرتمند برای پیش‌بینی تراکم بهینه، تنظیم نسبت اختلاط و برنامه‌ریزی عملیات تنک کردن در جنگل‌های آمیخته فراهم می‌آورد.

پنجم، اگرچه داده‌های تجربی از جنگل‌های هیرکانی و زاگرس محدود است، اصول بوم‌شناختی آشکار شده در این مرور قابلیت تعمیم به این رویشگاه‌ها را دارد. با این حال، پژوهش‌های میدانی فوری با استفاده از روش‌های پیشرفته (مانند لیزر اسکنر زمینی TLS) برای تعیین ضرایب آلومتریک گونه‌های شاخص ایران مورد نیاز است.

در نهایت، با پیشرفت جنگل‌های آمیخته، علم جنگل‌داری باید روش‌های مناسبی برای ایجاد و تنظیم این جنگل‌ها ارائه دهد. متأسفانه، بیشتر دانش موجود درباره ساختار و پویایی درختان بر اساس جنگل‌های تک‌گونه‌ای است که در آن همه افراد رفتار مشابهی برای رقابت بر سر فضا و منابع نشان می‌دهند. جنگل‌های آمیخته به طور اساسی با این شرایط متفاوت هستند. در این جنگل‌ها، درختان تنوع و انعطاف‌پذیری ساختاری بین‌گونه‌ای و درون‌گونه‌ای خود را به طور کامل نشان می‌دهند. این ویژگی‌ها احتمالاً در جنگل‌های آمیخته طبیعی تکامل یافته‌اند، اما در جنگل‌های تک‌گونه‌ای مصنوعی کمتر قابل مشاهده و اهمیت هستند. همان‌طور که در این مقاله نشان داده شد، آلومتری درختان در جنگل‌های آمیخته می‌تواند به طور قابل توجهی با جنگل‌های تک‌گونه‌ای متفاوت باشد. تأثیرات قوی آلومتری تاج بر پویایی و تراکم جنگل که در این مرور بررسی شدند، اهمیت این موضوع را برای درک بهتر، مدل‌سازی و تنظیم جنگل‌های آمیخته برجسته می‌کند. بنابراین، توصیه می‌شود که سیاست‌گذاران جنگل و مدیران منابع طبیعی، به ویژه در مناطق هیرکانی و زاگرس، در طراحی برنامه‌های احیا و جنگل‌کاری، اصول آلومتری تاج و بسته‌بندی مکمل را به عنوان مؤلفه‌ای اساسی مدنظر قرار دهند.

References

- Bohnhorst, L., Biber, P., Hilmers, T., Uhl, E., & Pretzsch, H. (2024). Differential modulation of crown allometry and stem growth at gap edges in five European tree species by drought conditions. *Forest Ecosystems*, 100219.
- del Río, M., Pretzsch, H., Alberdi, I., Bielak, K., Bravo, F., Brunner, A., & Sterba, H. (2016). Characterization of the structure, dynamics, and productivity of mixed-species stands: review and perspectives. *European Journal of Forest Research*, 135(1). 23-49.
- Forrester, D. I. (2019). Linking plant growth and biomass production scaling with competition and successional changes in mixed-species forests. *Forest Ecology and Management*, 451, 117556.
- Grime, J. P. (2001). *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties* (2nd ed.). Wiley.
- Jucker, T., Fischer, F. J., Chave, J., Coomes, D. A., Caspersen, J., Ali, A., Loubota Panzou, G. J., Feldpausch, T. R., Falster, D., Usoltsev, V. A., Jackson, T. D., Adu-Bredu, S., Alves, L. F., Aminpour, M., Angoboy, I. B., Anten, N. P. R., Antin, C., Askari, Y., Ayyappan, N., Banin, L. F., Barbier, N., Battles, J. J., Beeckman, H., Bocko, Y. E., Bond-Lamberty, B., Bongers, F., Bowers, S., van Breugel, M., Chantrean, A., Chaudhary, R., Dai, J., Dalponte, M., Dimobe, K., Domec, J.-C., Doucet, J.-L., Manuel Dupuy Rada, J., Duursma, R. A., Enríquez, M., van Ewijk, K. Y., Farfán-Rios, W., Fayolle, A., Ferretti, M., Forni, E., Forrester, D. I., Gilani, H., Godlee, J. L., Haeni, M., Hall, J. S., He, J.-K., Hemp, A., Hernández-Stefanoni, J. L., Higgins, S. I., Holdaway, R. J., Hussain, K., Hutley, L. B., Ichie, T., Iida, Y., Jiang, H., Joshi, P. R., Kaboli, H., Kazempour Larsary, M., Kenzo, T., Kloeppel, B. D., Kohyama, T., Kunwar, S., Kuyah, S., Kvasnica, J., Lin, S., Lines, E. R., Liu, H., Lorimer, C., Loumeto, J.-J., Malhi, Y., Marshall, P. L., Mattsson, E., Matula, R., Meave, J. A., Mensah, S., Mi, X., Momo, S. T., Moncrieff, G. R., Mora, F., Muñoz, R., Nissanka, S. P., Hajar, Z., O'Hara, K. L., Pearce, S., Pelissier, R., Peri, P. L., Ploton, P., Poorter, L., Javanmiri Pour, M., Pourbabaei, H., Ribeiro, S. C., Ryan, C., Sanaei, A., Sanger, J., Schlund, M., Sellan, G., Shenkin, A., Sonké, B., Sterck, F. J., Svátek, M., Takagi, K., Trugman, A. T., Vadeboncoeur, M. A., Valipour, A., Vanderwel, M. C., Vovides, A. G., Waldner, P., Wang, W., Wang, L.-Q., Wirth, C., Woods, M., Xiang, W., de Aquino Ximenes, F., Xu, Y., Yamada, T., Zavala M., A., & Zimmermann, N. E. (2025). The global spectrum of tree crown architecture. *Nature Communications*, 16. 4876.
- Jucker, T., Fischer, F. J., Chave, J., Coomes, D. A., Caspersen, J., Ali, A., Jopaul, G., Panzou, L., Feldpausch, T. R., Falster, D., Usoltsev, V. A., Adu-Bredu, S., Alves, L. F., Aminpour, M., Angoboy, I. B., Anten, N. P. R., Antin, C., Askari,

- Y., Avilés, R. M., Ayyappan, N., Balvanera, P., Banin, L., Barbier, N., Battles, J.J., Beeckman, H., Bocko, Y.E., Bond-Lamberty, B., Bongers, F., Bowers, S., Brade, T., van Breugel, M., Chantrain, A., Chaudhary, R., Dai, J., Dalponte, M., Dimobe, K., Domec, J., Doucet, J., Duursma, R.A., Enríquez, M., van Ewijk, K.Y., Farfán-Rios, W., Fayolle, A., Forni, E., Forrester, D.I., Gilani, H., Godlee, J.L., Gourlet-Fleury, S., Haeni, M., Hall, J.S., He, J.-K., Hemp, A., Hernández-Stefanoni, J.L., Higgins, S.I., Holdaway, R.J., Hussain, K., Hutley, L.B., Ichie, T., Iida, Y., Jiang, H., Joshi, P.R., Kaboli, H., Kazempour Larsary, M., Kenzo, T., Kloeppel, B.D., Kohyama, T., Kunwar, S., Kuyah, S., Kvasnica, J., Lin, S., Lines, E.R., Liu, H., Lorimer, C., Loumeto, J.-J., Malhi, Y., Marshall, P. L., Mattsson, E., Matula, R., Meave, J.A., Mensah, S., Mi, X., Momo, S., Moncrieff, G.R., Mora, F., Nissanka, S.P., O'Hara, K.L., Pearce, S., Pelissier, R., Peri, P.L., Ploton, P., Poorter, L., Javanmiri Pour, M., Pourbabaie, H., Dupuy Rada, J. M., Ribeiro, S.C., Ryan, C., Sanaei, A., Sanger, J., Schlund, M., Sellan, G., Shenkin, A., Sonké, B., Sterck, F.J., Svátek, M., Takagi, K., Trugman, A.T., Ullah, F., Vadeboncoeur, M.A., Valipour, A., Vanderwel, M.C., Vovides, A.G., Wang, W., Wang, L., Wirth, C., Woods, M., Xiang, W., de Aquino Ximenes, F., Xu, Y., Yamada, T., Zavala, M.A. 2022. Tallo—a global tree allometry and crown architecture database. *Global change biology*, 28 (17). 5254-5268.
- Loehle, C. (2025). A minimal model for tree crown competition. *Ecological Modelling*, 501. 111010.
- Pourhashemi, M., Mohadjer, M. R. M., Zobeiri, M., Amiri, G. Z., & Panahi, P. (2013). The study of dieback of Persian oak (*Quercus brantii* Lindl.) in relation to some ecological factors in Zagros forests. *Iranian Journal of Forest and Poplar Research*, 21(3). 492-506.
- Pretzsch, H. (2019). The Effect of Tree Crown Allometry on Community Dynamics in Mixed-Species Stands versus Monocultures. A Review and Perspectives for Modeling and Silvicultural Regulation. *Forests*, 10(9). 810.
- Pretzsch, H., & Dieler, J. (2012). Evidence of variant intra- and interspecific scaling of tree crown structure and relevance for allometric theory. *Oecologia*, 169(3). 637–649.
- Riofrío, J., del Río, M., Pretzsch, H., & Bravo, F. (2017). Changes in structural heterogeneity and stand productivity by mixing Scots pine and Maritime pine. *Forest Ecology and Management*, 405. 219-228.
- Sagheb-Talebi, K., Pourhashemi, M., & Sajedi, T. (2014). *Forests of Iran: A Treasure from the Past, a Hope for the Future*. Springer.
- Yoda, K., Kira, T., Ogawa, H., & Hozumi, K. (1963). Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal of Biology, Osaka City University*, 14. 107-129.
- Xue, W., Chen, Y., & Zhang, W. (2022). Climate mediates the effects of forest gaps on tree crown allometry. *Forest Ecology and Management*, 526. 120597.
- Xiang, W., et al. (2024). Dynamic carbon allocation trade-off: A robust approach to model tree biomass allometry. *Methods in Ecology and Evolution*, 15. 1234-1248.
- Grant, I., Ni-Meister, W., & Kiang, N. Y. (2025). Multiscale analysis of global variation in tree allometric relationships: parameter sets for global vegetation models. *Environmental Research: Ecology*, 4, 035001.
- Wang, J., Jiang, L., Yan, Y. (2022). The impacts of climate, competition, and their interactions on crown width for three major species in Chinese boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 526. 120591.
- Pretzsch, H., Matthew, C., & Dieler, J. (2012). Allometry of Tree Crown Structure. In: Matyssek, R., et al. (eds) *Growth and Defence in Plants. Ecological Studies*, vol 220. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Li, Q., Liu, Z., Jin, G. (2022). Impacts of stand density on tree crown structure and biomass: A global meta-analysis. *Agricultural and Forest Meteorology*, 326, 109168.
- Tian, D., Jiang, L., Khurram Shahzad, M., He, P., Wang, J., & Yan, Y. (2022). Climate-sensitive tree height-diameter models for mixed forests in Northeastern China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 326, 109170.
- Panzou, G. J. L., Fayolle, A., Jucker, T., Phillips, O. L., Bohlman, S., Banin, L. F., Lewis, S. L., Affum-Baffoe, K., Alves, L. F., Antin, C., Arets, E., Arroyo, L., Baker, T. R., Barbier, N., Beeckman, H., Berger, U., Bocko, Y. E., Bongers, F., Bowers, S., & Feldpausch, T. R. (2021). Pantropical variability in tree crown allometry. *Global Ecology and Biogeography*, 30(2). 459-475.
- Yambayamba, A. M., F. J. Fischer, & T. Jucker. (2025). Competition, Precipitation, and Temperature Shape Deviations from Scaling Laws in the Crown Allometries of Miombo Woodlands. *Biotropica* 57, 5:70093.
- Pretzsch, H. 2021. Tree growth as affected by stem and crown structure. *Trees* 35, 947–960.
- Chmurzynski, A., Brummer, A. B., Savage, V., Shenkin, A., Malhi, Y., Martin-Ducup, O., Zieminska, K., Barbier, N., & Enquist B. J. (2024). Improved tests for the origin of allometric scaling across tree architectures. *bioRxiv*.