



采用Strauss-Hardcore模型研究不同导管构型被子植物的导管空间分布特征

郑景明* 刘洪好

森林资源生态系统过程北京市重点实验室, 北京林业大学, 北京 100083

摘要 被子植物木质部导管的分布格局非常多样, 并且与木质部的输水功能有密切的联系, 然而在木材解剖学中对导管分布格局往往采用定性描述, 不利于分析该特征与物种的水力功能、生态地理分布的关系。该文采用点格局分析方法, 依据木材孔型、导管空间排列和导管群集度三类木材宏观结构特征组合, 选取不同导管分布类型的17种代表性阔叶树种, 利用Strauss-Hardcore模型对其木质部横切面解剖影像进行定量分析。Strauss-Hardcore模型能够很好地拟合木质部中导管二维空间位点的分布特征, 该模型的3个参数: 硬核距离、局部聚集距离、点对交互作用强度(局部聚集指数)都有着明确的生物学意义。传统解剖学对导管构型的定性分类同模型相比不能准确表现被子植物的木质部导管空间分布特征, Strauss-Hardcore模型的局部聚集度指数主要受导管群集度影响, 尤其是复导管和导管团的存在都会增大导管小尺度聚集程度。对散孔材、半环孔材的生长轮及环孔材的晚材部分解剖图像分析表明, 导管以单导管为主且没有明显分布方向的散孔材树种, 其木质部导管点对交互作用强度为负值, 局部聚集指数一般小于0.4, 导管空间分布依次在3个局部尺度表现出排斥-排斥-随机格局; 而导管具有径向、弦向、锯齿形等明显目视识别特征的物种, 无论孔型和是否以单复导管为主, 其导管点对交互作用强度为正值, 局部聚集指数均大于0.4, 导管依次在3个局部尺度上表现出排斥-聚集-随机的分布格局。采用点过程模型有利于准确描述导管二维空间分布规律, 增强对导管空间格局形成机理的理解, 可有力地支撑木质部三维导管系统的理论研究和木质部结构-功能的实验研究。

关键词 木质部导管; 空间点格局; Ripley's K 函数; Strauss-Hardcore模型

郑景明, 刘洪好 (2021). 采用Strauss-Hardcore模型研究不同导管构型被子植物的导管空间分布特征. 植物生态学报, 45, 1024-1032. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0083

Using Strauss-Hardcore model to detect vessel spatial distribution in angiosperms with various vessel configurations

ZHENG Jing-Ming* and LIU Hong-Yu

Beijing Key Laboratory for Forest Resources and Ecosystem Processes, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract

Aims Spatial patterns of vessel in xylem are diverse and closely related with water transportation functions in angiosperms. However, the pattern was generally described qualitatively in anatomy, which were unable to reveal their links to xylem functions and to species distribution. We used point pattern analysis to study vessel spatial pattern in xylem cross-sectional images to quantify their features.

Methods Images of 17 types of vessel configurations were selected in terms of wood porosity, vessel arrangement, and vessel grouping. Optimum Strauss-Hardcore models for coordinates in the images were fitted. Correlations among vessel variables and model coefficients were tested.

Important findings We found that (1) Strauss-Hardcore model fitted all the data well and its three parameters, i.e., hardcore distance, local aggregation distance, and point-pair interaction or point aggregation index, and had apparent biological significance. (2) Classifications of wood xylem by traditional anatomical indices could not precisely present the spatial pattern of vessels compared to spatial point analysis, and local aggregation index from Strauss-Hardcore model was mainly influenced by vessel grouping, especially frequency of radial multiples and vessel clusters. (3) Among the 17 vessel patterns analyzed, diffusive or semi-ring species with xylem consisting

收稿日期Received: 2021-03-10 接受日期Accepted: 2021-05-19

基金项目: 第二次青藏高原综合考察研究项目(2019QZKK0305). Supported by the Second Tibetan Plateau Scientific Expedition and Research (STEP) Program (2019QZKK0305).

* E-mail: zhengjm@bjfu.edu.cn

of solidary vessels showed negative point-pair interaction and aggregation index was less than 0.4, whereas species with obvious vessel arrangement and multiple or clusters of vessel grouping in xylem owned positive point-pair interaction and bigger aggregation index. (4) The former group of species demonstrated inhibition-inhibition-random pattern at three local scales while the latter species showed inhibition-aggregation-random pattern according to the fitted Strauss-Hardcore models. The findings showed that point process modeling could precisely describe vessel distribution features in 2-D xylem sections and provide insights on vessel development. Therefore, this method may support 3-D vessel system simulation and experimental studies on structure-function of angiosperm xylem.

Key words xylem vessel; spatial point pattern; Ripley's K function; Strauss-Hardcore model

Zheng JM, Liu HY (2021). Using Strauss-Hardcore model to detect vessel spatial distribution in angiosperms with various vessel configurations. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 1024-1032. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0083

树木木质部在植物水分运输效率以及输水安全方面发挥着重要作用, 理解其结构和功能之间的关系对于理解森林响应全球变化的机理有重要的意义(Choat *et al.*, 2012)。裸子植物的木质部主要由管胞和射线薄壁细胞构成, 结构相对均质; 而被子植物的木质部是由导管、轴向和径向薄壁细胞、纤维等细胞共同构成的一个复杂组织, 并同时完成水分运输、机械支撑、物质储藏以及防御等多项功能(Pfautsch, 2016)。被子植物的导管进化及不同组织分工而导致的输水功能提升被认为是白垩纪后期裸子植物衰落而被被子植物繁盛的主要原因(Carlquist, 2012)。全球气候变化下, 欧洲及北美一些地区的森林树木由于频繁、持续的干旱而死亡, 木质部水力失效是其中一个最重要的机理假说(Adams *et al.*, 2017), 被子植物木质部的结构和功能关系受到广泛关注。

被子植物的木质部具有极高的导管构型多样性, 包括早晚材导管差异、导管大小和数量、导管的分布格局、复导管(木质部横切面上具有共同细胞壁的相邻导管, 多为径向排列)和管孔团(多个导管共用相邻细胞壁, 或者局部单导管明显聚集)出现频率等。传统木材解剖研究对木质部导管空间排列方式的研究主要是通过观察木材横切面上的导管分布特征并做定性描述, 例如, 根据导管空间排列模式分为散生、径列、斜列、弦列等(Wheeler & Baas, 1998)。这种途径虽然有利于木材识别, 但无法将物种的木质部结构特征与功能联系起来, 因而缺乏其与木质部功能的相关性探讨(Martínez-Vilalta *et al.*, 2012)。树木水分生理、生态学研究中, 一般采用导管群聚度(vessel grouping)的指标来刻画导管聚集程度, 它主要指示的是单复导管比例(Scholz *et al.*, 2013)。这种方法强调了复导管在导水效率和安全方

面的作用, 在一定程度上把木质部的结构和功能联系起来, 但忽略了比导管细胞更大尺度上的导管分布特征, 例如一些复杂的导管排列模式, 如某些物种的导管分布在径向或斜向伸展看起来越过了生长轮边界(称为溪流状、火焰状排列), 或者在弦向上构成形状繁复的构型(称为花彩状排列)等, 能够跨越数个年轮存在, 并可能对整个木质部的导水功能有重要的影响(Carlquist, 2001)。随着现代立体成像技术引入木质部解剖、导水生理研究中, 近期对二维导管空间分布格局、三维导管网络特征及其输水功能的关系研究有了进一步发展。现有实验和模型研究表明, 聚集分布导管的物种具有较高的相邻导管连通性, 因此能获得较高的水力传导率; 而木质部导管系统的空间三维结构对木质部的导水效率和抗栓塞能力都有重要的影响(Loepfe *et al.*, 2007; Martínez-Vilalta *et al.*, 2012; Mrad *et al.*, 2018)。因此定量分析导管在木质部中的二维空间分布特征可为木质部的结构-功能关系研究提供更多的视角, 并且可以对精确模拟三维导管网络系统的结构提供理论支持。

空间点格局分析通常通过建立一定空间内相邻点对间相互作用的点过程模型, 研究在一定区域内对象(如样地中的植物个体、木质部影像中的导管)的空间分布格局特征及格局的形成机理。虽然点格局分析方法在种群生态学研究已有较多应用, 但在导管分布格局研究方面则很少见。点过程模型种类很多, 本文首次采取斯特劳斯-硬核过程模型(Strauss-Hardcore model, 以下简称SH模型)拟合分析被子植物木质部导管空间格局。SH模型属于吉布斯混合模型(Hybrid Gibbs model), 由一个硬核模型(Hardcore model, 以下简称H模型)和一个斯特劳斯模型(Strauss model, 以下简称S模型)组合构成。H模

型和S模型是两种描述相邻点对之间排斥-吸引作用过程的模型,两者组合则可以描述两个不同尺度上的点对交互过程,其中H模型描述较小尺度上的点对间排斥作用,S模型描述稍大尺度上的排斥或吸引作用(Baddeley *et al.*, 2015)。

被子植物木质部的生长发育速度通常是有限的,且因物种而异,不同物种的年轮宽度、导管大小和密度、空间分布特征都具有发育保守性(Panshin & Zeeuw, 1980)。木质部中导管的主要功能是自下而上输导水分,单一导管仅能为木质部局部提供水分输导,多数导管协同才能为植株提供充足导水功能和降低因部分导管气穴化导致的木质部水力功能失效风险。通常各个导管之间因其他细胞类型(纤维、薄壁细胞等)的存在而保持一定距离,因此可以把木质部所有导管在横切面上的位置作为点格局分析对象,并可以理解为相邻导管之间存在互相排斥和吸引的关系,从而采用SH模型来描述木质部导管空间分布格局和导管密度约束的机理。

国际木材解剖学家联合会(IAWA)从3方面指标对被子植物的木质部导管构型进行描述:木材孔型(包括环孔材、半环孔材、散孔材3类)、导管排列模式(包括弦向带状分布、径向或斜向分布、锯齿形分布3类,忽略了没有明显分布规律的类型),导管群聚程度(包括单导管、径向复导管、导管团3类)(IAWA Committee, 1989)。本研究据此选取具有不同导管构型特征的代表树种,收集其木质部横切面解剖图像,利用空间点格局方法,定量分析木质部导管的空间分布特征,提出导管空间分布定量化描述指标并分析其生物学意义,为进一步研究导管分布与导水功能关系提供新的角度和基础。

1 方法

1.1 图像的选取与处理

本研究依据IAWA的3类导管构型指标组合,通过国际木材解剖网站InsideWood (<https://insidewood.lib.ncsu.edu/>)进行物种查询,收集相关代表性物种的木质部解剖图像,从中挑选出具有代表性导管构型的物种进行分析。图像主要来源于已发表的植物解剖学专著(Panshin & Zeeuw, 1980; Carlquist, 2001; Schweingruber *et al.*, 2008),要求选取木质部解剖图像清晰,比例尺明确,包含一个以上完整的年轮,可以明确辨认出每个导管边界。使用图像编辑软件

在一个完整的年轮解剖影像中截取部分图像用于分析,通常按年轮宽度确定长方形的长宽比,保证图像中导管数不少于50个。对于散孔材和半环孔、半散孔材物种,其生长轮内的全部导管都以树木水分传输路径方向上的输水功能为主,因此可以直接采用一个年轮横断面影像分析该物种的导管空间分布特征;对于环孔材物种,其早材导管数量少、直径较大且无明显排列规律,而晚材导管排列方式因物种而异,且同时具有保持一定输导水分能力和维持导管物理强度的功能,因此本研究采用一个年轮横断面影像中的晚材部分进行分析。在ImageJ软件中校正木质部解剖影像坐标系后,逐个提取导管面积和中心点的二维坐标,用于后续点格局分析。

1.2 空间点格局分析方法

SH模型包含了一个H模型,描述任意相邻两个导管间距离不能超过某一固定值(即最近一对相邻导管半径之和);同时它还包含一个S模型,描述相邻导管对间的局部吸引聚集或排斥分散的特征。因此,SH模型允许在3个尺度上的点对间出现不同的相互作用方式,即它可以表示小尺度排斥、吸引、均匀特征(公式1)。

$$c(u, v) = \begin{cases} 0 & u - v \leq h \\ \gamma & h < u - v \leq r \\ 1 & u - v > r \end{cases} \quad (1)$$

式中, $c(u, v)$ 为任意点对 (u, v) 间相互作用函数, h 为硬核距离, r 为局部相互作用距离, γ 为局部聚集指数。点对间距离为 r 时的局部聚集指数 γ 实际上等于点对间相互作用程度 s 的指数函数,即 $\gamma = \exp(s)$, 因此两者意义相同,后面相关分析时采用 s 进行。

SH模型包括两个距离参数, h (硬核距离) 和 r (局部聚集距离), 可通过设置调参范围根据拟合模型的赤池信息量准则(AIC)值得到最优参数组合的SH模型(AIC值最低模型为最优)。根据拟合成功的最佳SH模型,可得到描述点格局强度的一个参数,即点对局部聚集指数 γ 或点对间交互作用强度 s 。当 $\gamma = 0$ 时, SH模型简化为一般硬核模型($h = r$); $\gamma = 1$ 时, SH模型简化为一般硬核模型($h = h$); 当 $0 < \gamma < 1$ 时, 为硬核模型($h = h$), 但带有一定程度的排斥格局($h-r$ 间); 当 $\gamma > 1$ 时, 为硬核模型但在 $0-h$ 间为排斥格局, $h-r$ 间为吸引格局(Baddeley *et al.*, 2015)。

对导管点位数据拟合SH模型,首先根据点对最小邻体距离和最大邻体距离设置参数网格范围,

采用逼近最大似然法(Huang-Ogata approximate maximum likelihood)拟合HS模型系列, 根据拟合模型的AIC值最小的原则, 调整参数(h , c)组合至最佳(Baddeley *et al.*, 2015)。之后, 采用该方法对最佳模型参数执行100次模型拟合以计算参数 γ 或 s 的中值和置信区间。模型的拟合优度检验采用 L 函数的包络检验(envelope test), L 函数为点格局分析中常用的Ripley's K 函数的变形, 包络检验是采用一定次数的蒙特卡洛模拟方法进行模型检验的常用方式(Perry *et al.*, 2006)。

Ripley's K 函数的表达式为:

$$K(d) = \frac{A}{n^2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{1}{W_{ij}} I_d(u_{ij}) \quad (2)$$

式中, n 为研究区域内事件的个数; A 为研究区域的面积; d 为空间尺度, 即圆的半径; u_{ij} 为 i 个体和 j 个体之间的距离; W_{ij} 为以 i 为圆心 u_{ij} 为半径的圆落在面积 A 中的比例。

本研究采用的 L 函数的表达式:

$$L(d) - d = \sqrt{\frac{K(d)}{\pi}} \quad (3)$$

对最佳(h , r)组合采用拟合好的模型公式随机拟合19次, 可获得的该模型 L 函数值的95%置信区间, 该检验的显著性为 $\alpha = 1/(19 + 1) = 0.05$ 。以 r 为横坐标、上下包迹线的数值为纵坐标作图, 当实际值的线位于上下包络线之间, 说明模型拟合成功, 否则需要调整参数重新进行拟合。通常木质部图像中导管分布的局部单位点密度在空间是不均匀的, 因此 L 函数包迹线计算采用异质函数形式(Mencuccini *et al.*, 2010)。

本研究同时计算了生态学中常用的空间均质性程度指数(CE)作为空间点格局分析得到的聚集程度的参考指标。 CE 是基于相邻点对间距离指标计算, 采用实际点格局的平均点对距离除以同样点对密度但空间完全随机的点格局的平均点对距离得到的比值。 CE 被视为一种简单聚集指数, 可检验偏离完全空间随机分布格局程度, 通常采用蒙特卡洛检验($n = 1\ 000$ 次), 在植物种群空间分布研究中常用, 但它存在明显的弱点是只能描述一个尺度上的空间点分布特征(Perry *et al.*, 2006)。

本研究木质部解剖影像处理和导管信息提取采用ImageJ软件(Rueden *et al.*, 2017), 点格局分析和相关统计分析采用R 3.6.1软件(R Core Team, 2015)。

SH函数空间点格局模型的拟合和评价使用“spatstat”软件包, 其中SH模型拟合采用ppm函数, 包络检验采用envelop函数, 该软件包是专门为各类空间点格局分析方法而研制并不断更新中(Baddeley & Turner, 2005)。木质部特征的导管平均直径及SH模型距离指数 h 、 r 之间, 简单聚集指数 CE 与点间相互作用强度指数 s 间等指标间的相关显著性检验采用cor.test函数, 由于各变量数据有少数不符合正态分布, 因此相关系数采用斯皮尔曼相关系数。

2 结果

2.1 导管空间点格局分析过程及结果举例

以一个木质部导管空间分布接近随机状态的物种*Stewartia pseudocamelliashi*为例, 从解剖图像提取导管点位置数据, 采用SH模型对空间点数据最佳参数拟合并采用 L 函数的蒙特卡洛检验方法检验拟合优度(图1)。

*S. pseudocamelliashi*为散孔材, 导管为单管孔, 木质部横切面上导管空间分布目视较为随机。该幅图像有95个导管, 单位面积导管密度为 $5\ \text{ind} \cdot \text{mm}^{-2}$, 平均导管直径 $135\ \mu\text{m}$, 导管对最近邻体距离为 $157\ \mu\text{m}$ 。通过调参-拟合得到SH模型的最佳参数组合为: $h = 155\ \mu\text{m}$, $r = 291\ \mu\text{m}$, $s = -1.028$ ($-1.456, -0.600$), $\gamma = 0.358$ ($0.233, 0.549$), 该模型通过了 L 函数的蒙特卡洛检验。最优模型结果表明, 该物种的导管分布在 $0-155\ \mu\text{m}$ 范围内相邻导管绝对排斥, 在 $155-291\ \mu\text{m}$ 范围内, 相邻导管之间存在一定强度的排斥作用, 大于 $291\ \mu\text{m}$ 后导管表现为随机分布格局。

2.2 不同导管构型的空间点格局分析结果

按照孔型、导管分布模式、导管群聚类型3类指标组合选出代表性木质部横切面图像数据的SH模型拟合结果见表1。其中孔型指标主要采用了散孔材与环孔材两个水平, 因为半环孔材的特征介于两者之间没有必要详尽罗列; 一些组合, 如散孔材+导管锯齿状空间分布+导管长径列群聚, 不存在典型物种因而不考虑; 很多图像中导管径向排列和对角线排列难以区分, 则按照IAWA对空间排列的分类规定不予区分。根据上述3类指标的可能组合情况, 通过现有图像的筛选, 得到17个3类指标组合的代表性木质部解剖影像数据。由于被子植物木质部导管构型极其多样, 也可能存在其他组合或导管构型类型本文未纳入考虑, 有待后续进一步研究。木质

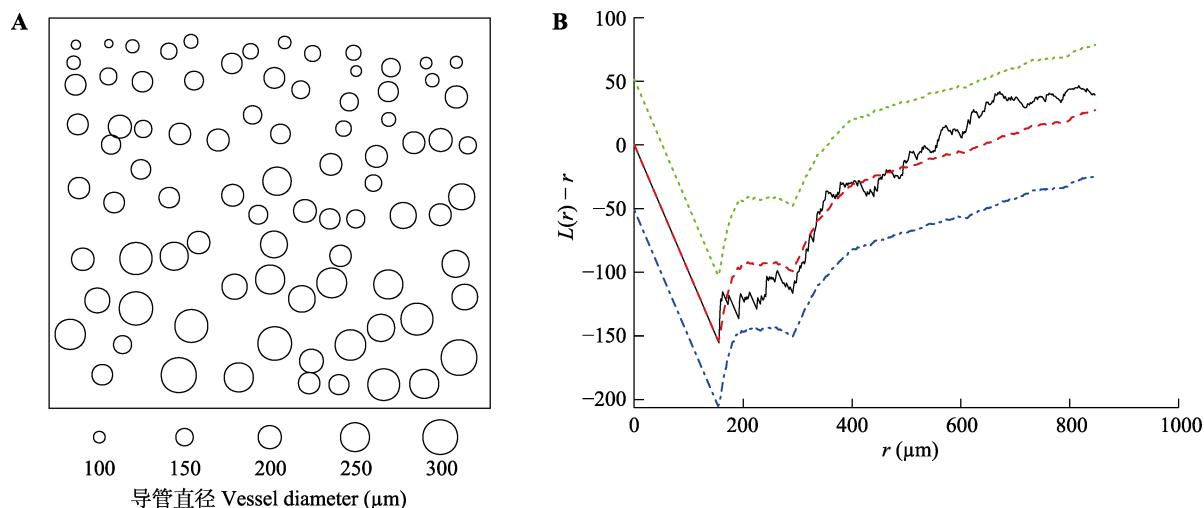


图1 *Stewartia pseudocamelliashi*的导管空间分布及其Strauss-Hardcore (SH)模型的包络检验。**A**, 木质部横切面的导管分布情况。每个圆圈代表一个导管, 圆圈直径为导管直径(μm)。**B**, 显著性水平为0.05的 L 函数包络检验。 r : 点对距离; 纵坐标为公式(3)定义的 L 函数。黑色线代表实际数据拟合得到SH模型的 L 函数值, 红色线代表采用相同参数的SH理论分布模型的19次拟合平均值, 绿色和蓝色线分别代表19次理论模型拟合得到的2.5%和97.5%分位数。

Fig. 1 Spatial distribution of vessels in xylem of *Stewartia pseudocamelliashi* and envelope test of fitted Strauss-Hardcore (SH) model. **A**, Distribution of vessels in xylem cross-section. Each circle stands for a vessel with circle diameter as vessel diameter (μm). **B**, Envelope test for L function at significance of 0.05. r : the distance of paired points; Y -axis is the L function defined in equation (3). Black line represents L value from data fitted SH model, red line for average L value from 19 simulation of theoretical SH model, green and blue lines represent 2.5% and 97.5% quantile of L value from 19 simulation of theoretical SH model respectively.

部影像数据分析结果表明各物种均符合SH分布, 但 h 与 r 的分布范围因物种而异; 从 γ 分布范围看, 单管孔且目视没有明显导管空间分布样式(接近空间随机分布)的物种(如类型1-3), $s < 0$, γ 最大为0.326, 而存在复导管的物种或导管在空间上有明显排布规律(如弦向、径向、斜向排列)的物种, $s > 0$, 其 γ 随复导管数量增多而增大; γ 最大值出现在具有长径列复导管且整体上呈弦状排列的环孔材物种(类型13)的晚材中, 该物种为五加科树参属植物*Dendropanax morbiferus*。

2.3 木质部导管分布特征指标之间的相关性分析

根据SH模型得到的硬核距离与导管平均直径($r = 0.86$, $p < 0.001$)、最近邻体距离间($r = 0.86$, $p < 0.001$)均显著正相关。而根据SH模型得到的局部聚集距离与导管平均直径($r = 0.65$, $p < 0.01$)、最近邻体距离间($r = 0.83$, $p < 0.001$)也显著正相关。表明SH模型的两个距离参数与导管直径和导管间距离有密切联系。

根据SH模型得到的点对相互作用强度指数与同样表征聚集程度的简单聚集指数之间($r = -0.68$, $p < 0.01$)为显著负相关关系, 且导管密度与局部聚集指数间相关关系不显著($p > 0.05$), 表明局部点对相互作用强度或局部点聚集指数可用于描述木质部

导管的空间聚集分布程度, 且不受木质部导管密度影响。

3 讨论

被子植物木质部的导管空间分布格局多样性很高, 不仅可以用于木材种类或树木种类识别, 同时也代表着物种进化过程中的适应环境方式的多样化。木质部导管是植物运输水分的主要通道, 随着全球气候的变化, 植物导管的研究逐渐成为热点(Jacobsen *et al.*, 2018), 木质部导管的空间格局量化研究也逐渐引起关注(Mencuccini *et al.*, 2010; Siev nen *et al.*, 2014)。本研究采用空间点格局分析方法量化描述木质部导管的分布特点, 初步研究表明该方法是可行的, 适用于低倍木质部解剖影像的分析。研究表明, 传统解剖学对木质部构型的定性描述不足以准确刻画被子植物木质部导管构型的多样性, 定性分类组合也不能与SH模型的结果构成一致性的对应。SH得到的定量特征值主要受导管群聚程度影响, 导管排列模式的影响主要体现在其中是否存在复导管和导管团, 如果仅由单导管组成则影响很小, 而孔型的作用主要在环孔材的分析木质部部位选择晚材部分而散孔材和半环孔材选用整个年轮, 对局部导管分布聚集程度没

表1 不同导管构型代表物种的Strauss-Hardcore模型拟合结果

Table 1 Strauss-Hardcore model fitting for representative species with various xylem vessel pattern															
类型 Type	物种 species	孔型 Wood porosity	导管排布 模式 Vessel arrangement	导管群 聚类型 Vessel grouping	影像长度 Image length (μm)	影像宽度 Image width (μm)	导管个数 Number of vessel	点强度 Point intensity (ind. mm^{-2})	导管平均直径 Average vessel diameter (μm)	简单聚集 指数 Clark-Evens index	硬核距离 Hardcore distance (μm)	最近邻体距离 Nearest neighbor distance (μm)	局部聚集距离 Local aggrega- tion distance (μm)	点对交互 强度 Point interaction strength	局部聚集指数 Local aggregation index
1	细青皮 <i>Altingia excelsa</i>	P1	A1	G1	3 770	5 080	94	4.91	271.28	1.436	186.95	188.98	288.99	-0.590	0.257
2	<i>Ligustrum vulgare</i>	P2	A1	G1	1 339	2 032	180	66.17	61.65	1.392	42.12	42.35	70.62	-0.487	0.326
3	<i>Koerberlinia spinosa</i>	P3	A1	G1	2 130	1 045	252	113.21	40.75	1.374	35.02	35.16	56.02	-0.662	0.218
4	红厚壳 <i>Calophyllum inophyllum</i>	P1	A2	G1	3 400	5 080	75	4.34	184.69	1.199	175.67	178.01	268.67	0.334	2.159
5	夹竹桃 <i>Nerium oleander</i>	P1	A3	G1	3 301	5 080	123	7.34	114.83	0.958	86.30	87.00	203.30	0.243	1.751
6	<i>Rhamnus crocea</i>	P1	A3	G1	3 757	2 394	289	33.13	60.98	1.119	60.78	77.05	335.77	0.138	1.373
7	<i>Espadazea amoena</i>	P1	A4	G1	5 080	4 994	79	3.11	212.74	0.986	163.69	165.76	315.03	0.331	2.144
8	<i>Artemisia californica</i>	P1	A2	G2	3 823	5 080	187	9.63	83.34	0.653	49.78	50.04	122.78	0.422	2.641
9	短梗冬青 <i>Ilex buergeri</i>	P1	A3	G2	3 770	5 080	220	11.49	114.15	0.925	53.59	53.84	175.59	0.163	1.455
10	<i>Zuccagnia punctata</i>	P1	A4	G2	3 201	2 467	114	14.43	93.23	0.849	49.61	50.05	159.61	0.222	1.668
11	<i>Quercus alba</i>	P3	A3	G1	3 175	4 379	126	9.06	77.87	0.949	50.19	50.59	384.69	0.077	1.194
12	加拿大紫荆 <i>Cercis canadensis</i>	P3	A2	G2	1 281	1 037	100	75.29	24.39	0.652	24.15	33.86	48.15	0.612	4.096
13	<i>Dendropanax mor- biferus</i>	P3	A3	G2	2 514	3 135	161	20.43	72.54	0.679	52.59	52.92	140.59	1.573	37.395
12	<i>Cotinus obovatus</i>	P3	A4	G2	4 560	3 149	130	9.06	126.91	0.926	78.89	79.50	202.39	0.215	1.641
15	<i>Aralia spinosa</i>	P3	A2	G3	3 129	1 958	211	34.44	71.63	0.929	43.44	43.64	114.94	0.256	1.803
16	榆树 <i>Ulmus pumila</i>	P3	A3	G3	1 654	3 638	81	13.46	115.65	0.887	57.06	57.76	238.06	0.188	1.543
17	<i>Pistacia khinjuk</i>	P3	A4	G3	2 679	1 687	121	26.78	60.59	0.824	45.69	46.07	120.69	0.316	2.072

A1-A4分别为随机、弦列、径列/斜列、锯齿型; G1-G3分别为单导管、径列复导管、导管团; P1-P3分别为散孔材、半环孔材、环孔材。
A1-A4 stand for random, tangential, radial/diagonal, dentic vessel arrangement respectively; G1-G3 stand for solitary, multiple radial composite vessel, cluster vessel respectively; P1-P3 stand for diffusive, semi-ring, and ring porosity respectively.

有影响。

SH模型是基于点过程的机理模型,可以解释不同点位间相互作用而导致的点格局,因而不同于基于统计学的传统聚集度指标(如CE),有助于分析木质部导管空间分布格局多样性背后的生理学、生态学机理。应当说明的是,本研究中主要采用导管位置信息进行分析,没有区分单复导管。虽然存在复导管物种确实会增大相应的 γ ,然而目前对于单、复导管的输水功能是否存在差异还存在争议(Johnson *et al.*, 2018)。根据导管发生和形成的生长素极性运输假说(canalizations hypothesis),在木质部形成过程中,在韧皮部产生的不同浓度生长素刺激下,形成层原细胞向髓心方向分裂产生不同数量的纺锤状初始细胞和方形初始细胞,纺锤状细胞进一步发育成为导管,因而复导管在发育和功能上与单导管很可能没有本质差异(Hacke *et al.*, 2017)。如果需要分别分析单、复导管空间分析格局,则本方法可以进一步扩展,采用包括两种点属性的SH模型模拟,如多类别SH模型(MultiStraussHard),其中一类点表示单导管而另一类点表示复导管(Baddeley & Turner, 2005)。

本研究通过点格局分析得到的导管分布格局指标具有明确的生物学意义。SH模型有3个量化指标—— h 、 r 以及 γ ,它们分别指示导管在 $0-h$ 、 $h-r$ 、 $>r$ 3个局域尺度上导管空间分布的特点,这意味着导管在木质部中的分布绝对不是完全随机的,导管分布位置和局部密度受其木质部的多组织结构特点和多功能性约束(Carlquist, 2009)。 h 与导管平均直径和最近邻体距离显著相关,意味着在小于 h 的范围不能存在其他的导管,可以直接对应于复导管之间存在的最小距离决定于相邻导管半径之和的实际情况;而在仅有单导管的情况下, h 可以大于两个相邻导管半径之和(图1),可以解释为每个导管仅能为其周围一定面积的木质部组织输水。 r 表示在 $h-r$ 的距离范围内,导管之间存在相互作用(吸引或排斥);距离超过 r 的点不影响点位整体的基线概率(完全随机),即在大于 r 的尺度上可以视为随机分布。 γ 则代表在局部尺度的导管的聚集程度,当其取值大于1时指示导管间相互吸引作用,表现为导管的聚集程度高;当其取值小于1时,则指示导管间相互排斥作用,表现为导管趋向于均匀分布。应该指出的是,任何一种点格局模型都有一定的适用范围,SH模型

对于某些植物木质部导管过于复杂的分布格局可能不一定适用,因而该方法存在一定的局限性。例如,当某些物种(如榆属(*Ulmus*)一些种)的一个年轮范围内存在明显的粗射线分隔的密集导管群,或某些物种(如鼠李属(*Rhamnus*)一些种)的导管分布形成复杂的多孔网格状等,这种情况下一个年轮内导管点位分布存在若干个点对交互作用尺度,而SH模型仅能刻画其中较小尺度上的聚集程度。对此类复杂的导管空间分布特征量化分析方法尚有待进一步深入研究(表2),例如可以通过包含多个子模型的另一类混合吉布斯模型——组合式盖耶模型(Piecewise Geyer Model)拟合得到多个尺度上的聚集参数(Mencuccini *et al.*, 2010)。

由于气候变化导致森林衰退树木死亡现象大范围出现,对于木质部结构和功能的研究成为当前热点领域(Choat *et al.*, 2018)。目前对导管细胞的发育过程的理解还不很清楚,尚不能解释木质部导管空间格局的形成过程,如横切面上导管的弦向带状分布、树干轴向上导管的长度分布等(Jacobsen *et al.*, 2012; Hacke *et al.*, 2017)。已有研究表明,被子植物的导管分布特征对生境水分限制及全球气候变化存在明显的响应,对导管分布格局的量化分析有助于揭示全球气候变化下植物导水结构和功能的调整方式。例如, García-Cervigón等(2018)研究发现南美洲两个共存的散孔材树种 *Embothrium coccineum* 和 *Nothofagus antarctica*, 都随降水减少呈现相同的木质部导管调整方式,即导管密度增大、导管水力平均直径降低、但总水力导度不变。有趣的是,相同气候梯度下这两个物种的导管群聚度指数(VGI)的种内变异趋势却完全不同, *E. coccineum* 的导管群聚度指数在温暖、湿润区域更高,而 *N. antarctica* 则在寒冷、干燥的区域更高(García-Cervigón *et al.*, 2018)。这一相反趋势的出现,很可能是因为VGI只能说明复导管占导管总数的百分比,而不能反映木质部整体导管分布格局的变化,同时还可能存在其他木质部和叶片性状的影响所致。在未来的研究中,采用本方法对木质部解剖结构的定量分析结合植物水分生理功能的测定将有助于提高我们对木质部结构和功能的认识。

木质部的众多导管构成的是一个三维导管系统,木质部的输水功能与三维导管系统空间拓扑结构关系密切,沿导水路径方向上导管长度、垂直导水路

表2 用于导管构型定量分析的不同空间点-过程模型的特点
Table 2 Characteristics of spatial point-process models for vessel configuration analysis

模型 Model	点-过程特点 Point-process characteristic	适用范围 Scenario for model application
空间泊松模型 Poisson model	空间点位置完全随机 Complete spatial randomness of points	单一尺度, 单一导管属性, 随机分布特征 Single scale, single vessel identity, random distribution
硬核模型 Hardcore model	相邻点间距低于硬核距离则不能存在 Neighbor point is forbidden at distance smaller than hardcore distance	单一尺度, 单一导管属性, 均匀分布特征 Single scale, single vessel identity, uniform distribution
施特劳斯模型 Strauss model	相邻点间距越小则出现概率越低 Neighbor points have lower probability with smaller distance between them	单一尺度, 单一导管属性, 聚集分布特征 Single scale, single vessel identity, aggregation distribution
盖耶饱和模型 Geyer saturation model	任一点全部分布概率不超过特定值 Probability of each point is restrained at specific threshold value	单一尺度, 单一导管属性, 聚集分布特征, 受导管密度影响 Single scale, single vessel identity, aggregation distribution, influenced by total vessel density
多类型硬核模型 MultiHardcore model	点属性2类以上的硬核模型 Hardcore model with more than two point identities	单一尺度, 两类以上导管属性(如早、晚材导管, 单、复导管等), 同类导管均匀分布特征 Single scale, more than two vessel identities (e.g., vessel for early- and latewood, single vessel and multiple vessel), uniform distribution for each identity
多类型施特劳斯模型 MultiStrauss model	点属性2类以上的施特劳斯模型 Strauss model with more than two point identities	单一尺度, 两类以上导管属性, 同类导管聚集分布特征 Single scale, more than two vessel identities, aggregation distribution for each identity
斯特劳斯-硬核模型 Strauss-Hardcore model	一个硬核模型和一个施特劳斯模型的组合 A combination of a Strauss model and a Hardcore model	两个尺度, 单一属性的导管, 均匀-聚集分布特征 Two scales, single two vessel identity, uniform-aggregation distribution
多类型施特劳斯-硬核模型 MultiStrauss-Hardcore model	点属性2类以上的斯特劳斯-硬核模型 Strauss-Hardcore model with more than two point identities	两个尺度, 两类以上导管属性, 同类导管不同尺度上呈均匀和聚集分布特征 Two scales, more than two vessel identities, uniform-aggregation distribution
组合式盖耶模型 Piecewise Geyer model	组合模型, 可包括多个盖耶饱和子模型、硬核子模型和施特劳生子模型 A hybrid model including multiple sub-models such as Strauss model, Hardcore model, and Geyer saturation model	多个尺度, 单一属性的导管, 均匀和聚集分布特征, 受导管总密度影响 More than two scales, single vessel identity, uniform-aggregation distribution, influenced by total vessel density

径方向上的导管空间分布格局、相邻导管间的连接方式等都是该系统的某一方面的特征。对三维导管系统的模拟和理论研究有助于加深我们对木质部导管系统结构和功能的理解, 而横切面上导管分布特征的机理模型为此提供了一个新思路。本研究通过SH模型获得的木质部中导管空间分布特征指标, 可以用于不同气候条件下种内木质部水力调节方式研究、多物种导水结构和功能比较研究、木质部三维导管系统模拟等方面, 该方法结合年轮学、解剖学、生理学、图像自动识别等最新技术和研究成果, 有利于揭示气候变化及极端干旱条件下树木的导水系统的结构和功能响应机理(von Arx *et al.*, 2013; Beeckman, 2016; Schenk, 2018)。

参考文献

Adams HD, Zeppel MJB, Anderegg WRL, Hartmann H, Landhäusser SM, Tissue DT, Huxman TE, Hudson PJ, Franz TE, Allen CD, Anderegg LDL, Barron-Gafford GA, Beerling DJ, Breshears DD, Brodribb TJ, *et al.* (2017). A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nature Ecology & Evolu-*

tion, 1, 1285-1291.
Baddeley A, Turner R (2005). Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software*, 12, 1-42.
Baddeley A, Rubak E, Turner R (2015). *Spatial Point Patterns: Methodology and Applications with R*. CRC Press, New York.
Beeckman H (2016). Wood anatomy and trait-based ecology. *IAWA Journal*, 37, 127-151.
Carlquist S (2001). *Comparative Wood Anatomy*. Springer, Berlin.
Carlquist S (2009). Non-random vessel distribution in woods: patterns, modes, diversity, correlations. *Aliso*, 27, 39-58.
Carlquist S (2012). How wood evolves: a new synthesis. *Botany*, 90, 901-940.
Choat B, Brodribb TJ, Brodersen CR, Duursma RA, López R, Medlyn BE (2018). Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, 558, 531-539.
Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, Cochard H, Delzon S, Bhaskar R, Bucci SJ, Feild TS, Gleason SM, Hacke UG, Jacobsen AL, Lens F, Maherali H, Martínez-Vilalta J, Mayr S, *et al.* (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491, 752-755.
García-Cervigón AI, Olano JM, von Arx G, Fajardo A (2018). Xylem adjusts to maintain efficiency across a steep

- precipitation gradient in two coexisting generalist species. *Annals of Botany*, 122, 461-472.
- Hacke UG, Spicer R, Schreiber SG, Plavcová L (2017). An ecophysiological and developmental perspective on variation in vessel diameter. *Plant, Cell & Environment*, 40, 831-845.
- IAWA Committee (1989). IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin*, 10, 219-332.
- Jacobsen AL, Pratt RB, Tobin MF, Hacke UG, Ewers FW (2012). A global analysis of xylem vessel length in woody plants. *American Journal of Botany*, 99, 1583-1591.
- Jacobsen AL, Valdovinos-Ayala J, Pratt RB (2018). Functional lifespans of xylem vessels: development, hydraulic function, and post-function of vessels in several species of woody plants. *American Journal of Botany*, 105, 142-150.
- Johnson D, Eckart P, Alsamadisi N, Noble H, Martin C, Spicer R (2018). Polar auxin transport is implicated in vessel differentiation and spatial patterning during secondary growth in *Populus*. *American Journal of Botany*, 105, 186-196.
- Loepfe L, Martinez-Vilalta J, Piñol J, Mencuccini M (2007). The relevance of xylem network structure for plant hydraulic efficiency and safety. *Journal of Theoretical Biology*, 247, 788-803.
- Martínez-Vilalta J, Mencuccini M, Álvarez X, Camacho J, Loepfe L, Piñol J (2012). Spatial distribution and packing of xylem conduits. *American Journal of Botany*, 99, 1189-1196.
- Mencuccini M, Martinez-Vilalta J, Piñol J, Loepfe L, Burnat M, Alvarez X, Camacho J, Gil D (2010). A quantitative and statistically robust method for the determination of xylem conduit spatial distribution. *American Journal of Botany*, 97, 1247-1259.
- Mrad A, Domec JC, Huang CW, Lens F, Katul G (2018). A network model links wood anatomy to xylem tissue hydraulic behaviour and vulnerability to cavitation. *Plant, Cell & Environment*, 41, 2718-2730.
- Panshin AJ, Zeeuw CD (1980). *Textbook of Wood Technology: Structure, Identification, Uses Properties of Commercial Woods in the United States and Canada*. McGraw-Hill Publishing Company, New York.
- Perry GLW, Miller BP, Enright NJ (2006). A comparison of methods for the statistical analysis of spatial point patterns in plant ecology. *Plant Ecology*, 187, 59-82.
- Pfautsch S (2016). Hydraulic anatomy and function of trees—Basics and critical developments. *Current Forestry Reports*, 2, 236-248.
- R Core Team (2015). *R: a Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rueden CT, Schindelin J, Hiner MC, DeZonia BE, Walter AE, Arena ET, Eliceiri KW (2017). ImageJ2: ImageJ for the next generation of scientific image data. *BMC Bioinformatics*, 18, 529.
- Schenk HJ (2018). Wood: biology of a living tissue. *American Journal of Botany*, 105, 139-141.
- Scholz A, Klepsch M, Karimi Z, Jansen S (2013). How to quantify conduits in wood? *Frontiers in Plant Science*, 4, 56. DOI: 10.3389/fpls.2013.00056.
- Schweingruber FH, Börner A, Schulze ED (2008). *Atlas of Woody Plant Stems: Evolution, Structure, and Environmental Modifications*. Springer, Berlin.
- Sievänen R, Godin C, DeJong TM, Nikinmaa E (2014). Functional-structural plant models: a growing paradigm for plant studies. *Annals of Botany*, 114, 599-603.
- von Arx G, Kueffer C, Fonti P (2013). Quantifying plasticity in vessel grouping-added value from the image analysis tool ROXAS. *IAWA Journal*, 34, 433-445.
- Wheeler EA, Baas P (1998). Wood identification—A review. *IAWA Journal*, 19, 241-264.

特邀编委: 梁尔源 责任编辑: 李 敏