

植物个体资源竞争与群体结构特性分析

曾晓东^{1,2*}, 宋翔¹, 高小斐^{1,2}

1. 中国科学院大气物理研究所国际气候与环境科学中心, 北京 100029;

2. 中国科学院大学, 北京 100049

* 联系人, E-mail: xdzeng@mail.iap.ac.cn

2022-12-08 收稿, 2023-03-21 修回, 2023-03-24 接受, 2023-04-04 网络版发表

国家重点研发计划(2017YFA0604804)、中国科学院前沿科学重点研究计划(QYZDY-SSW-DQC002)和国家自然科学基金(42275177)资助

摘要 资源竞争是形成不同尺度生态结构最重要的驱动因素. 植物生态系统资源竞争的自组织过程具有3个显著特点, 即群体具有中等数目的个体数、个体差异巨大、个体间仅具有复杂的近程相互作用. 本文从生态系统资源竞争与群体结构的一般性问题出发, 建立可显式描述植物个体间资源竞争的生态动力学模型, 并依据资源竞争的数学特性, 按照完全非对称性竞争和完全对称性竞争两种极端形式, 分别设计数值模拟试验, 并与无竞争试验对比, 分析不同竞争形式、不同群体竞争度下个体资源分配及群体结构特征的共性和差异. 结果表明, 随着竞争度上升, 两种竞争形式下的生态系统结构特征(不同高度的顶层冠层覆盖度)均偏离无竞争情况对应的分布, 表现为高大冠层比重减少, 而低矮冠层比重增加, 顶层冠层平均高度下降, 不同于经典竞争模型的结论. 在完全非对称性竞争情况下, 个体差异明显上升, 如中等高度个体的平均竞争度以及低矮个体的平均死亡率迅速增加, 植被覆盖区域顶层冠层覆盖度曲线半高宽逐渐增大, 顶层冠层高度标准差增加, 但高大冠层占模拟区域的覆盖度逐渐趋于稳定. 而在完全对称性竞争情况下, 个体差异明显低于完全非对称性竞争情况, 所有高度的平均竞争度和平均死亡率均上升, 顶层冠层覆盖度曲线逐渐向低高度方向偏移, 高大冠层占模拟区域的覆盖度也逐渐降低. 本文提出了一个研究群体结构随竞争度变化的理论框架, 可为生态系统复杂资源竞争研究提供重要的数学理论基础, 并应用于地球系统模式的陆表过程模式及植被动力学模式的多尺度建模框架设计.

关键词 资源竞争, 群体结构, 个体差异, 自组织, 生态动力学建模

生态系统不同时空尺度的结构特征一直是生态学研究的核心问题之一^[1,2]. 一方面, 个体一直处在生长变化中, 具有各自的形态及生长经历(生老病死等不同阶段)特性. 另一方面, 群体一般具有稳定的结构特征, 既包括共存的多物种丰富度, 也包括物种内的个体特征分布(如年龄分布、高度分布、林冠分层结构等), 即生态系统是一个复杂的动态平衡系统. 如何准确刻画生态系统不同尺度的结构特征及其演变是目前生态理论模型乃至地球系统模式建模的难点问题之一.

生态学理论认为, 外界资源供给以及内部个体资源竞争是形成不同尺度生态结构最重要的驱动因素^[3-6]. 众所周知, 生态系统是由数目巨大且具有复杂相互作用的个体组成. 例如, 研究表明全球森林约有 3.04×10^{12} 株树(胸径大于10 cm), 其中典型森林中的树密度约为5~20万株/km²^[7]. 生态系统广泛存在种群之间或个体之间对资源的竞争^[8]. 当系统对生长必需资源(如光、土壤水分、养分等)的总需求大于总供给时, 部分群体或个体因无法获取其最大可利用资源而在生长

引用格式: 曾晓东, 宋翔, 高小斐. 植物个体资源竞争与群体结构特性分析. 科学通报, 2023, 68: 2836–2848

Zeng X D, Song X, Gao X F. A general model for plant resource competition and population structures (in Chinese). Chin Sci Bull, 2023, 68: 2836–2848, doi: [10.1360/TB-2022-1250](https://doi.org/10.1360/TB-2022-1250)

上受到不同程度的限制, 进而形成与之相应的各种结构. 由于植物不可移动, 因此它们仅在近邻个体之间存在资源竞争. 由于个体的近邻个体分布(数目及相对位置)通常很不相同, 具有随机性, 因此竞争又表现出明显的空间差异. 特别是, 由于同一物种的个体具有相同的资源需求, 所以种内竞争常大于种间竞争^[9]. 此外, 不同个体(特别是多年生物种)在大小、生长与竞争特性等方面常表现出很大的差异. 一方面, 小个体的生产器官(叶)占生物量的比重通常较高, 因而具有较高的相对生长率. 另一方面, 大个体的支撑器官(茎、根等)占生物量的比重较高, 在资源竞争中占有优势^[10,11], 并影响小个体生长成为大个体的几率. 因此, 自然资源竞争形成的生态系统群体结构与无竞争的生态系统(如一些人工管理的生态系统)具有很大差异.

由此可见, 植物生态系统资源竞争的自组织过程具有以下3个显著特点: (1) 具有中等数目的个体数(群体一般包含 $10^4 \sim 10^5$ 个个体); (2) 个体差异巨大, 且个体动力学过程十分复杂; (3) 个体间仅具有复杂的近程相互作用(即系统没有长程相互作用, 仅为部分联结), 因而显著不同于经典的物理学、化学自组织过程.

生态竞争理论主要研究了种间竞争对生态系统群体结构的重要影响^[12-14], 发展了Monod模型和Lotka-Volterra模型等被广泛应用的经典生态竞争模型. Monod模型^[15-17]综合考虑了资源可利用率对多物种状态演变的影响以及资源的积聚与消耗, 适合于研究生态系统群体-资源演变过程; 但模型假设所有物种获得同样的可利用资源, 忽略了不同物种在资源竞争能力上的差异. 而Lotka-Volterra模型^[16,18,19]则采用logistic模型(阻滞增长模型)形式描述了多个群体的种内及种间竞争过程, 但未直接考虑资源的获取与影响过程, 而是隐式体现在方程的关键系数(与物种相关的常数)中. 这些理论模型方程形式简单, 易于使用经典数学方法分析, 可以解释生态系统的一些重要特性, 如平衡态、稳定性、物种优势与共存等. 但是, 模型通常采用平均个体、平均资源、平均相互作用等概念, 无法体现植物生态系统资源竞争过程的上述根本特点, 因而无法描述生态系统内个体和群体不同尺度的结构特性. 因此有必要基于经典生态竞争理论, 建立包含足够数量的个体并可显式描述植物个体间资源竞争的生态动力学模型, 模拟生态系统从个体到群体的动态平衡过程, 给出描述资源竞争过程中个体差异特性及群体结构的统计表达, 使得生态理论模型及地球系统模式能更

好地准确刻画生态系统不同尺度的结构特征及其演变.

1 植物个体资源竞争与群体结构问题的数学描述

不失一般性, 小区域内植物个体特征的演变方程可表示为

$$\frac{dm_i}{dt} = G(\bar{m}_i, \bar{r}_i, \bar{\varepsilon}_i) - D(\bar{m}_i, \bar{r}_i, \bar{\varepsilon}_i) + U(\dots), \quad (1)$$

其中, t 为时间; i 为个体编号, m_i 表示个体状态变量, 如生物量(或其分量即叶、茎和根质量等); r_i 为影响个体生长的重要资源(如光、土壤水分、养分等); G 和 D 分别表示状态变量的积聚和消耗过程; ε_i 和 U 则分别表示不确定因素及过程, 一般为小量, 为简单起见, 在后文中不再考虑. 注意上述各量(除 i 和 t 外)均为矢量, 且维度可能各不相同, 在后文中为简洁起见将略去矢量符号. 此外, 个体还有一些重要的形态特征, 如树高、冠层面积等, 一般认为, 可由状态变量值计算(如附录A), 而不用动力学方程表示.

在一些人工生态系统(如人工造林早期)中, 个体的生长空间不重叠, 故可忽略资源竞争, 即 $r_i = r_{i0}$ (r_{i0} 表示个体 i 的最大可利用资源), 则由式(1)可得到无竞争的群体结构(详见附录B). 自然生态系统中 r_i 主要受近邻个体的影响, 可表示为

$$r_i = r_{i0}(1 - c_i) = r_{i0} \left[1 - \sum_{j=1}^{n_i} (\delta_j \sigma_{ji}) \right], \quad (2)$$

其中, c_i 表示由于个体间竞争导致可利用资源的减少比例; 求和项中 $j=1, \dots, n_i$ 是 i 的近邻个体编号(n_i 是 i 的近邻个体数), δ_j 为 i, j 在资源获取途径上的“重叠度”(重叠面积占 i 可获取资源面积的比例), 如在光传播方向上重叠的(不同高度)冠层或土壤层中某个小区域中的根系分布等, 相当于竞争出现的概率, 而 σ_{ji} 则表示假设 i, j 在资源获取上完全重叠时 j 对 i 的影响程度(也可称为“竞争强度”).

考虑到植物对资源(如光、土壤水分、养分等)的获取方式不同, 所对应 σ_{ji} 及 δ_j 的分布特征可能有很大不同. 忽略资源竞争具体形式差异, 而从 σ_{ji} 的数学表达特性出发, 仿照Schwinning和Weiner^[20], 给出 σ_{ji} 的两种极端形式, 如下所述.

(1) 完全非对称性竞争(completely asymmetric competition), 即竞争中最强个体获得全部待分配资源:

$$\sigma_{ji} = \begin{cases} 1, & j \text{ 为最强竞争者,} \\ 0, & \text{其他情况.} \end{cases} \quad (3)$$

(2) 完全对称性竞争(completely symmetric competition), 即资源在参与竞争的个体间平均分配:

$$\sigma_{ji} = \frac{1}{n_i}. \quad (4)$$

实际情况则介于这两种极端情况之间^[19,21,22]. 例如, 植物接收的太阳光一般可分成直射光(direct radiation)和散射光(diffuse radiation)两部分, 其中直射光沿入射方向传播, 下层冠层只能吸收上层冠层空隙间透射的部分, 因此接近于完全非对称性竞争; 而散射光可沿各个方向传播, 所有冠层均可吸收, 是下层冠层接收光能的主要形式, 因此更接近对称性竞争特征. 水竞争则比较复杂, 土壤水的供给来源包括大气降水、地下水、河流等, 而土壤水分可以储存及扩散, 因而兼具对称性与非对称性竞争特征.

一般情况下, 不同个体的可利用资源并不完全重叠, 即 $\delta_{ji} < 1$. 显然, 不同资源对应的 δ_{ji} 分布特性可能很不相同. 例如, 热带雨林中光是限制植物生长的主要资源, 高大个体对下层遮阴明显, 其冠层下出现不耐遮阴物种小个体的概率显著低于其他区域. 此外, δ_{ji} 也依赖于系统的整体状态, 如植被覆盖度高的生态系统中出现资源竞争的概率远高于植被覆盖度低的系统. 考虑到平均资源假设不适用于描述植物的资源竞争过程, 在一些模型中假设群体内个体空间位置是完全随机的, 但个体特征具有一定的分布(如不同高度的冠层覆盖度分布), 从而得到不同高度冠层的平均重叠度 δ_{ji} 正比于这两个高度冠层覆盖度的乘积^[19,21], 或该乘积的函数. 但显然该方案过于简单, 无法体现不同资源竞争形式下个体相互作用的基本特性.

由 σ_{ji} 和 δ_{ji} 组合得到 c_i (及个体可利用资源 r_i), 就可以确定个体状态变量的变化以及个体死亡率, 进而得到群体结构, 如森林中不同树高的个体数, 或者不同高度的冠层总面积等. 显然, 不同资源竞争形式下 c_i 的分布不同, 对应的群体结构也不同. 由 δ_{ji} 分布的复杂性可知, c_i 的分布形式也比较复杂, 不会出现类似竞争强度 σ_{ji} 的完全非对称性或完全对称性情况.

根据以上分析, 本研究将从竞争强度 σ_{ji} 的两种极端形式出发, 分析其对应个体及群体特征的共性与差异, 并与无竞争情况对比, 以期揭示资源竞争与群体结构自组织的总体特性.

2 模型试验设计与数据分析方法

2.1 显式考虑个体间相互作用的高分辨率植物个体动力学模型

考虑热带雨林地区由单一树种(或生长特性相似的多物种)组成的小群体, 其中个体生长发育过程包括光合作用与呼吸作用、光合产物分配、冠层发育、个体死亡、新苗萌发等(详见附录A).

热带雨林水热条件充分, 树木茂密且品种繁杂, 形成了庞大的层状结构^[23,24], 而光竞争是限制个体生长的主要因素. 为刻画不同个体之间的光竞争过程, 设置模型的空间分辨率(如25 cm)远小于成年个体冠层的半径(最大可达5~8 m). 模拟空间由 $L \times L$ 个网格点构成(本研究中 $L=2048$, 并采取循环边界条件). 设每个网格点最多被一棵树的树干占据, 但可被不同高度的多个冠层覆盖(图1), 重叠的冠层间存在光竞争.

鉴于光在植物冠层间的分配十分复杂^[25-28], 本研究依据第1节叙述的完全非对称性竞争与完全对称性竞争形式, 分别建立直射光和散射光分配方案(详见附录C), 进行个体资源竞争与群体结构特征的理论 and 模拟研究. 由于网格点面积并非无穷小(即可能出现网格点内某个冠层并没有完全覆盖该网格点, 仅参与网格点部分光能分配的情况), 所以还需要对网格点内不同冠层分布(或叶分布)作假设和近似计算, 在网格点尺度计算冠层重叠度, 并整合得到各个个体冠层的光能吸收.

2.2 试验设计

为了研究不同资源分配方式对群体结构的影响, 共设计了3组试验. 其中一组为无竞争对照组, 记为“无竞争组”(control experiments), 即不考虑个体相互作用(所有个体均获得最大可利用资源), 直接使用个体生长发育模型进行模拟. 给定新萌发个体(年龄记为1)的状态特征及个体数密度(依赖于萌发率), 连续迭代, 得到各年龄的个体状态特征及个体数密度 $\{N_a\}$ (详见附录B), 并转换为群体高度结构 $\{N_z\}$. 当光强给定时, 不同萌发率对应的群体结构之间只相差一个比例系数.

另外两组试验采用2.1节所叙述的模型, 但分别仅考虑直射光和散射光, 分别记为“直射光组”(Group DIR)和“散射光组”(Group DIF), 对应完全非对称性竞争与完全对称性竞争情况. 试验假设入射太阳光不随空间及时间变化. 模拟开始时全区域均设为裸土. 在每

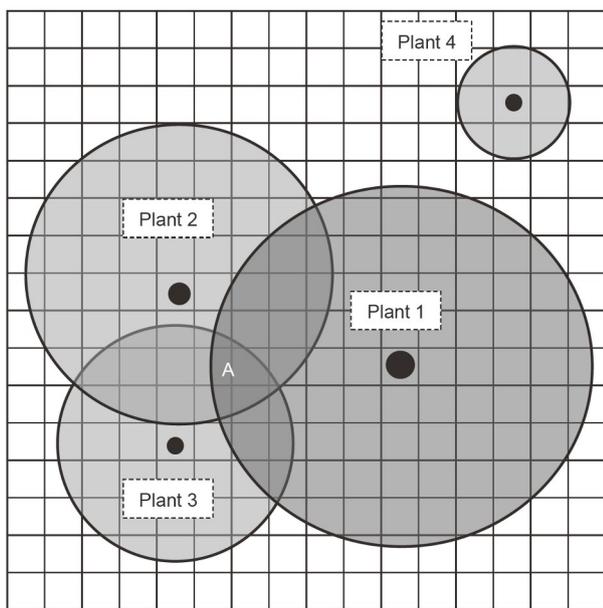


图1 模型网格及个体设置示意图。模型的格点分辨率(如25 cm)远小于植物冠层的半径(最大可达5~8 m)。每个网格单元最多只能被一个个体的茎占据,但可有多个植物的冠层覆盖(如网格单元A),其中在垂直方向上未被遮挡的称为顶层冠层(如A中个体1的冠层及个体2未被个体1遮挡的冠层),被遮挡的则称为下层冠层(如个体2被个体1遮挡的部分及个体3的冠层)

Figure 1 Schematic diagram of the spatially-explicit individual model. Model resolution is set to 25 cm, which is much less than plant canopy radius (up to 5–8 m). Each grid cell can be occupied by at most one individual stem, but may be covered by multiple canopies from different trees (e.g., grid cell A). The canopy layer is called the top canopy layer if it is not covered by other layers in the vertical direction (e.g., the canopy of individual 1 and the non-covered part of individual 2 in A), otherwise the lower canopy layer (e.g., the part of canopy of individual 2 which is covered by individual 1, as well as the canopy of individual 3)

个迭代时步,未被树干占据的网格点有一定概率可萌发出新个体。根据冠层重叠情况计算每个个体的光能分配,进而计算个体的生长发育,更新其状态变量,并判定该个体存活或死亡,其中死亡个体的树干及冠层将在下一时步被移除。每个试验迭代1800步,每一步记为1个模式年。模拟时分别统计系统的平均特征以及高度结构特征。

如前文所述,当群体中个体数越多、总覆盖度越高时,不同个体冠层重叠的几率越大,重叠度也越大,竞争越强。反之,当个体数越少、总覆盖度越低时,个体冠层间重叠度也越小,竞争越弱;特别是,当个体数趋近于0时,竞争趋于0,即两组试验都应一致趋于无竞争情况。试验中通过改变萌发率控制个体数的多少。因此,本研究中两组试验均包括7个模拟,分别取相对萌发率 $e_r=0.01, 0.03, 0.1, 0.3, 1.0, 3.0$ 和 10.0 (其中基准值

$e_r=1.0$ 对应于绝对萌发率 $e_0=0.01$ 株每平方米每年),从而实现群体竞争程度从低到高的变化。

为了更好地比较不同资源竞争形式对群体结构的影响,3个试验组取相同的光强。

2.3 数据分析方法

群体的冠层面积及其高度分布是本文重点研究的统计量。定义个体冠层中在垂直方向未被其他冠层遮挡的部分为顶层冠层,被遮挡部分则为下层冠层。顶层冠层下面可能有多(其他个体)的下层冠层,也可能没有下层冠层(图1)。群体中所有冠层面积总和与模拟区域面积的比值定义为全冠层面积指数(记为 CAI),而顶层冠层面积总和与模拟区域面积的比值则定义为顶层冠层面积指数(记为 CAI_{top}),也称为植被覆盖度。这两个量分别刻画了群体的光能总需求及总供给(上限)。相应地,将1减顶层冠层面积与所有冠层面积的比值定义为“群体竞争度”,即

$$C = 1 - \frac{CAI_{top}}{CAI}, \quad (5)$$

可大致对应于式(2)中 c_i 按个体冠层面积 A_i 的加权平均值。 $C=0$ 时,群体顶层冠层总面积等于群体冠层总面积,即所有冠层均不重叠,对应群体无竞争; C 越接近1表示群体竞争越强。

定义群体的冠层平均高度与顶层冠层平均高度(分别记为 H_m 和 $H_{top,m}$)及其标准差(即二阶距,分别记为 H_v 和 $H_{top,v}$),计算公式分别为

$$\begin{cases} H_m = \frac{\sum_i A_i H_i}{\sum_i A_i}, \\ H_{top,m} = \frac{\sum_i A_{i,top} H_i}{\sum_i A_{i,top}}, \end{cases} \quad (6)$$

$$\begin{cases} H_v = \sqrt{\frac{\sum_i A_i (H_i - H_m)^2}{\sum_i A_i}}, \\ H_{top,v} = \sqrt{\frac{\sum_i A_{i,top} (H_i - H_{top,m})^2}{\sum_i A_{i,top}}}, \end{cases} \quad (7)$$

其中, H_i 为个体 i 的高度。竞争度和死亡率的平均值及标准差的计算与之类似。注意,这里不是简单地按个体数进行平均,而是以个体的冠层面积 A_i 或顶层冠层面积 $A_{i,top}$ 为加权系数,以尽可能减少小树的影响,更好地体

现群体的整体特征.

进一步统计不同高度的顶层冠层、下层冠层的面积分别占模拟区域及植被覆盖区域的比值(分别记为 CAI_{top} 和 $CAI_{top,veg}$), 作为群体冠层结构表征. 为消除模拟时空尺度的影响, 上述各统计量均为试验中最后1200年的平均结果. 模型分析的主要特征量详见表1.

3 模拟结果

3.1 群体特征随时间的演变

图2给出了直射光组和散射光组中萌发率 $e_f=1.0$ 时群体特征随时间的演变(前600年). 可见两个试验在群体演化初期均表现为各统计量(如个体数密度、覆盖度、平均高度等)迅速增加. 随着群体竞争度逐渐增加, 各统计量先后达到极大值(峰值), 然后下降, 并在300~400年后趋于稳定. 其中个体数密度到达极大值的时间最早, 变化幅度也最大, 稳定时均值仅约为峰值的一半. 相对而言, 覆盖度和冠层平均高度的变化幅度则较小; 而个体高度标准差到达峰值的时间较晚, 大致与覆盖度到达峰值后的极小值时间相对应.

两个试验相比较, 可见直射光试验中各统计量到达极大值的时间均早于散射光试验. 就稳态时各统计量的平均值而言, 直射光试验的个体数密度($0.09 \text{株}/\text{m}^2$)和群体竞争度(0.25)均明显低于散射光试验(分别为 $0.12 \text{株}/\text{m}^2$ 和 0.39), 而覆盖度差异不大(分别为 0.84 和 0.89). 直射光试验的顶层冠层平均高度高于散射光试

验(分别为 23.7 和 22.6 m)(该模拟结果与热带雨林高度(一般在 30 m 以上)有一定差异, 主要原因是模型关键生态参数基本采用植被动力学模式对应数值(附录A), 该偏差可通过参数优化或数学变换消除, 不影响本文理论研究的基本结论), 且个体高度标准差之间差异更明显(分别为 6.1 和 4.9 m), 表明二者的群体结构及其自组织过程具有不同的特征. 两组试验的顶层冠层空间分布及其随时间的演变(图S1)更直观地体现出这一特征, 即直射光试验具有相对较多的大个体, 且个体间高度差异较大, 而散射光试验中个体间高度差异相对较小, 但冠层重叠度更大.

3.2 不同萌发率下群体特征比较

图3显示了系统统计量(模拟后1200年的平均值)的差异. 3组试验的覆盖度均随萌发率增加而增加(图3(a)). 相同萌发率下, 无竞争组的覆盖度最大, 而直射光组最小. 最低萌发率情况下, 3组试验的个体数密度均约为 $0.01 \text{株}/\text{m}^2$. 直射光组和散射光组的个体数密度随萌发率增加而迅速增加(图3(b)), 后者大于前者, 在最大萌发率试验中分别可达 $0.19 \text{株}/\text{m}^2$ (直射光组) 和 $0.35 \text{株}/\text{m}^2$ (散射光组). 而无竞争组的个体数密度则低得多, 在最大萌发率试验中仅为 $0.03 \text{株}/\text{m}^2$. 图3(c)显示, 群体竞争度 C 随植被覆盖度的增加而呈非线性增加关系, 其中散射光组在覆盖度大于 0.8 时增加显著, 且在相同覆盖度下, 散射光组的竞争度大于直射光组. 另一方面, 每组7个试验的竞争度标准差随植被覆盖度近似呈线性关系,

表1 模型分析中用到的主要特征量

Table 1 Main characteristic variables

| 特征量 | 定义 | 物理含义 |
|--------------------------|--|------------------------|
| 顶层冠层 | 个体冠层中在垂直方向未被其他冠层遮挡的部分 | |
| 下层冠层 | 个体冠层中在垂直方向被其他冠层遮挡的部分 | |
| 全冠层面积指数(CAI) | 所有冠层面积总和与模拟区域面积的比值 | 群体的光能总需求 |
| 顶层冠层面积指数(CAI_{top}) | 所有顶层冠层面积之和与模拟区域面积的比值 | 群体的光能总供给(等于植被覆盖度) |
| 冠层平均高度(H_m) | 冠层高度的面积加权平均值(式(6)) | |
| 顶层冠层平均高度($H_{top,m}$) | 顶层冠层高度的面积加权平均值(式(6)) | 群体的空间占有程度 |
| 冠层高度标准差(H_s) | 冠层高度按其面积加权的标准差(式(7)) | 群体非均匀度 |
| 顶层冠层高度标准差($H_{top,s}$) | 顶层冠层高度按其面积加权的标准差(式(7)) | 群体非均匀度 |
| 群体竞争度(C) | $1 - \text{顶层冠层面积} / \text{全冠层面积}$ 的比值(式(5)) | 0表示无竞争, 越接近1表示竞争越强 |
| 个体竞争度(c_i) | 由于竞争导致个体 <i>i</i> 可利用资源的减少比例(式(2)) | 0表示无竞争, 1表示个体因竞争无法获取资源 |
| 个体死亡率(μ_i) | 个体 <i>i</i> 在一个迭代步长内死亡的概率 | |

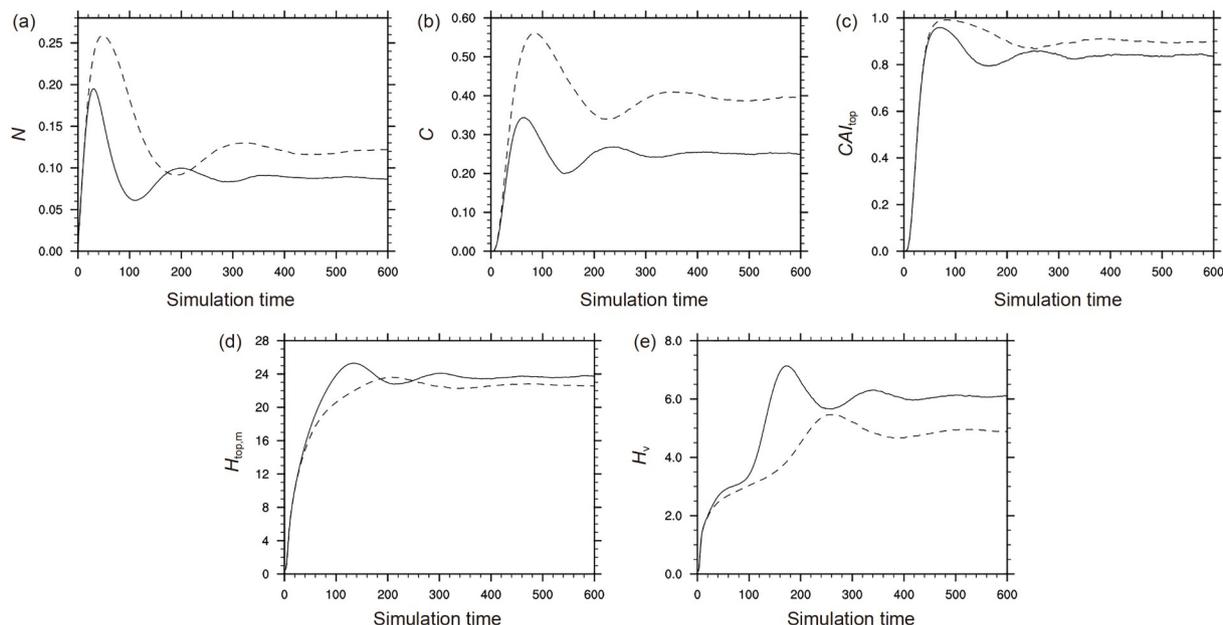


图 2 群体特征随模拟时间的变化. (a) 个体数密度 N (单位: 株/ m^2); (b) 群体竞争度 C ; (c) 顶层冠层面积指数 CAI_{top} ; (d) 顶层冠层平均高度 $H_{top,m}$; (e) 个体高度的标准差 H_v . 实线和虚线分别为直射光组和散射光组萌发率 $e_r=1.0$ 的结果
Figure 2 Changes of population characteristics with simulation time. (a) Population density N (individuals/ m^2); (b) degree of population competition C ; (c) top canopy area index CAI_{top} ; (d) averaged top canopy height $H_{top,m}$; (e) standard deviation of individual height H_v . The simulation results are from Group DIR (solid line) and Group DIF (dashed line) as establishment rate $e_r=1.0$

即植被覆盖度越大, 组内竞争度的差异越大, 且直射光组的值要大于散射光组(图3(d)).

无竞争组顶层冠层的平均高度为常数(26.4 m), 不随覆盖度变化. 直射光组和散射光组植被覆盖区域顶层冠层平均高度均随覆盖度的增加而降低(图3(e)), 但两组试验结果比较接近. 在最大萌发率条件下, 直射光组的顶层冠层平均高度为22.6 m, 而散射光组只有20.8 m, 远低于无竞争组. 另外, 直射光组的顶层冠层高度标准差随植被覆盖度增加而增加(图3(f)), 最大可达6.5 m以上; 而散射光组的值则甚至略低于无竞争组(4.4 m), 其原因尚待进一步分析.

值得指出的是, 在许多生态模型中, 萌发率常具有较大的不确定性, 是模拟误差的主要来源之一. 而图3表明, 当萌发率超过一定数值时, 虽然两组试验的个体数密度可能仍有较大变化, 但系统特征(如覆盖度)变化较小, 表明考虑自组织结构对刻画群体特征的重要性.

3.3 群体竞争度及死亡率随高度的变化

为了揭示资源竞争对个体状态的不同影响, 本研究进一步分析了不同高度个体对应的平均竞争度及平均死亡率分布(图4).

直射光组中平均竞争度随高度呈现凸分布(图4(a)), 即中等高度个体的平均竞争度较高, 而矮个体和高个体的竞争度较低. 这主要是因为冠层高度在30 m以上的高大个体基本不会被遮挡, 所以它们的竞争度接近于0; 而幼苗在空地萌发的概率大于被遮阴的区域, 因此当萌发率比较低时, 小个体的竞争度也较低. 但随着萌发率增加, 幼苗被遮挡的概率明显增加, 导致新萌发个体的竞争度开始增大, 小个体间的差异也迅速上升(图S2(a)). 同时由于空地萌发的幼苗在随后的生长发育过程中冠层不断增大, 而近邻的高大个体冠层也在不断扩展, 因此中等高度冠层被遮阴的比例最高, 竞争度也最大, 且不同个体间的差异也较大. 由于竞争度表示因竞争导致个体可利用资源的减少比例, 因此从竞争效果而言, 低矮至中等高度个体的资源分配与个体高度之间表现出反相关的非对称性, 即与该试验组的竞争设置相反(否则若根据完全非对称性竞争设置, 中等高度个体对低矮个体具有竞争优势, 本应具有更高的资源分配比例).

直射光组萌发率为0时(对应于无竞争情况), 中低高度个体的死亡率都很低; 而高大个体的死亡率随高度增加迅速上升(图4(c)红线). 这是由于其木质部生物

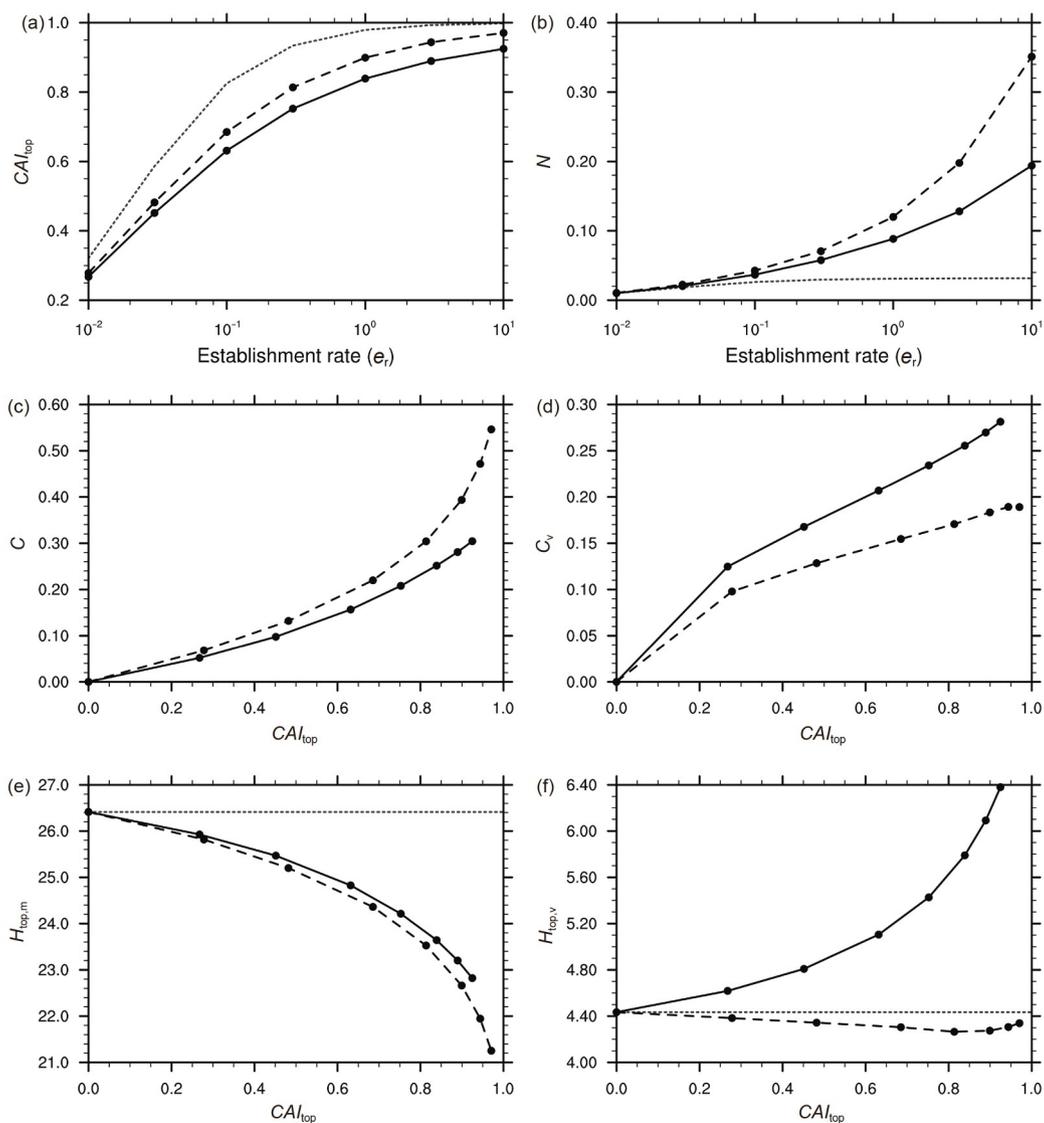


图 3 群体特征的统计分析. 顶层冠层面积指数(覆盖度)(a)、个体数密度(b)随萌发率(对数坐标)的变化; 群体竞争度(c)及其标准差(d)随覆盖度的变化; 顶层冠层平均高度(e)及其标准差(f)随覆盖度的变化. 黑色实线和虚线分别为直射光组和散射光组, 灰色虚线为无竞争组. 统计量均为多年平均值

Figure 3 Statistical analysis of population characteristics. Changes in top canopy area index (i.e., vegetation fractional coverage) (a) and population density (b) with establishment rate (in logarithmic coordinate); changes in degree of population competition (c) and its standard deviation (d) with fractional coverage; changes in averaged top canopy height (e) and its standard deviation (f) with fractional coverage. The black solid and dashed lines are Group DIR and DIF respectively, while the gray dashed line is the control experiments (without competition). In addition, all the variables are averaged over multiple years

量较大, 相对生长率降低(参见附录公式(A16)). 随着萌发率上升, 群体竞争度增大, 低矮个体的平均死亡率迅速增加(图4(c)), 而中等个体的死亡率仅略有增加, 显著低于低矮个体. 这体现了死亡率与资源获取率(竞争度)之间的强非线性关系, 即中低高度个体仅在资源获取率很低(竞争度接近于1)时, 死亡率才明显大于0. 由于低矮个体冠层面积较小, 故重叠度 δ_{ji} 主要取极值0(不被

遮阴)或1(完全被遮阴), 其中后者死亡率较高; 而中等个体冠层面积相对较大, 一般有部分冠层未被遮挡, 因此虽然平均竞争度高于低矮个体, 但其死亡率反而较低. 此外, 高大个体的死亡率几乎不随萌发率的增加而改变(与图4(a)中高大个体竞争度接近于0相对应).

散射光组则呈现出不同的变化特征(图4(b), (d)). 中低高度个体竞争度差异不大, 体现了对称性竞争的

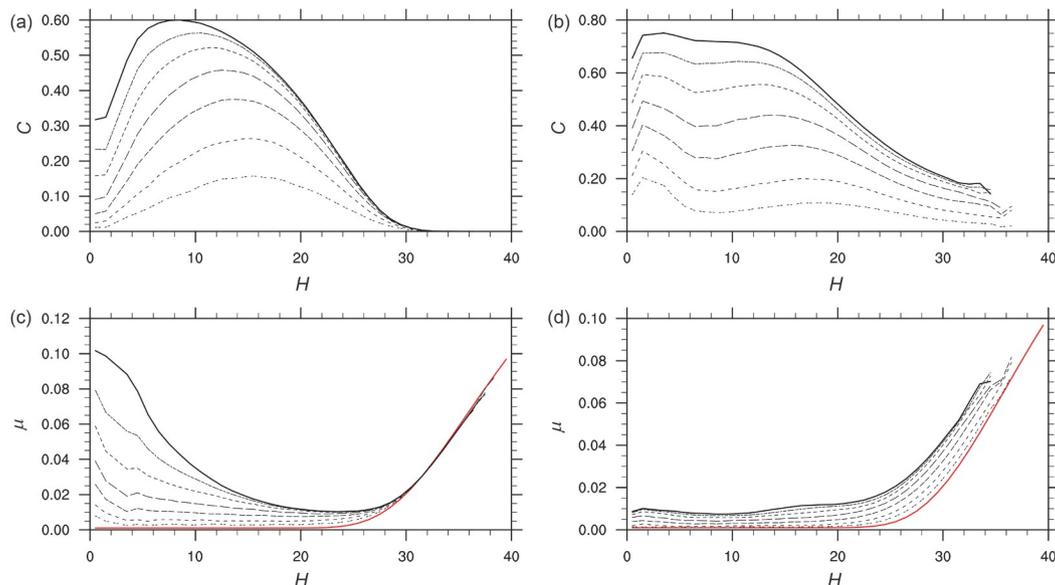


图4 竞争度 C 随高度的变化(a, b)和死亡率 μ 随高度的变化(c, d). (a)、(c)和(b)、(d)分别对应直射光组和散射光组. 不同曲线分别对应不同萌发率. 红线为无竞争试验的结果, 对应于相应试验组萌发率为0的情况; 黑色实线为最大萌发率试验
 Figure 4 Changes in the degree of population competition C (a, b) and mortality rate μ with canopy height (c, d). (a) and (c) are from Group DIR, while (b) and (d) are from Group DIF. Different lines denote cases with different establishment rates. The red line is the control experiments (without competition), corresponding to the case $e_r=0$ in Group DIR and DIF, while the black solid line is the case with the maximum establishment rate

特性; 但高大个体竞争度随高度增加而逐渐降低, 特别是在高萌发率情况下尤为显著(以维持大个体生存所需相对较高的资源强度). 另一方面, 随着萌发率增加, 所有高度的竞争度都增加, 平均死亡率也增加, 其中高大个体死亡率的增加量相对更大. 此外, 竞争度标准差在低高度均较大, 且随高度的增加都表现出下降的变化趋势(图S2(b)); 而死亡率的标准差则比直射光组要小1个数量级(图S2(d)). 这些变化都体现了完全非对称性竞争与完全对称性竞争的本质差异.

3.4 群体冠层分布随高度的变化

图5是3组试验顶层冠层及下层冠层占模拟区域的覆盖度随高度的分布. 由于无竞争组中的冠层均为顶层冠层, 因此不同萌发率的结果仅相差一个比例系数(图5(a)). 对于直射光组(图5(b)), 随着萌发率增加, 所有高度的冠层覆盖度基本都增加, 但高大冠层的覆盖度分布逐渐趋于稳定, 植被总覆盖度(即图中各曲线的面积)的增加则主要表现为低矮冠层增加. 另外, 峰值对应高度逐渐降低, 但差异不大. 对散射光组而言(图5(c)), 随着萌发率的增加, 曲线逐渐增高并向低高度方向偏移, 即高大冠层减少, 低矮冠层增加, 同时峰值对应高度也逐渐降低, 但其差异远大于直射光组中的差异.

图5(d)显示, 3组试验得到的冠层结构在极低萌发率条件下近似相同(虚线), 但在高萌发率条件下有显著差异(实线), 其中无竞争组(红线)曲线峰值对应的高度最高, 覆盖度也最大; 直射光组(蓝线)的峰值对应高度略低于无竞争组, 但峰值对应的覆盖度低得多, 且曲线半高宽最宽; 散射光组(黑线)峰值对应的高度远低于另外两组试验, 而峰值对应覆盖度及曲线半高宽则均介于另外两组试验之间.

对下层冠层覆盖度而言, 直射光组随高度的分布(图5(e))与图5(b)类似, 即随着萌发率增加, 高大冠层的覆盖度分布趋于稳定, 但峰值覆盖度明显低于图5(b), 且对应高度随萌发率增加逐渐降低, 低于顶层冠层的峰值高度. 值得注意的是, 散射光组的分布(图5(f))特征与顶层冠层分布(图5(c))明显不同, 反而与图5(e)相似, 但曲线半高宽相对较窄, 覆盖度则高得多.

图6(a), (b)显示了植被覆盖区域中顶层冠层覆盖度的高度分布, 即模拟区域中各高度的顶层冠层覆盖度除以植被覆盖度(所有顶层冠层面积之和), 因此各曲线面积相同(均为100%). 该统计量可以很好地反映顶层冠层结构随植被覆盖度及群体竞争度的演变过程. 其中红色实线是无竞争组的结果, 可理解为直射光组和散射光组中萌发率为0时的冠层分布, 是两组试验的共

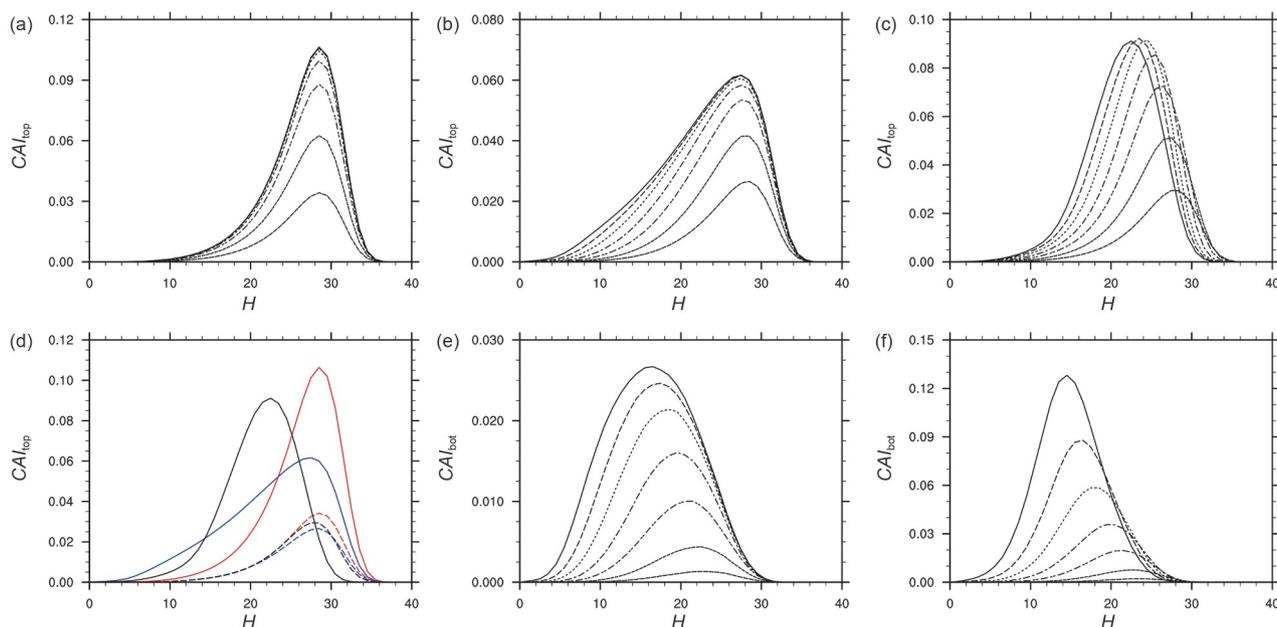


图5 冠层覆盖度随高度的变化。(a~c)分别为无竞争组、直射光组和散射光组顶层冠层分布,不同曲线分别对应不同萌发率;(d)不同试验组最低(虚线)及最高萌发率(实线)结果的对比,其中红色、蓝色、黑色分别对应无竞争组、直射光组和散射光组;直射光组(e)和散射光组(f)下层冠层分布

Figure 5 Changes in canopy fractional coverage (percent) with canopy height. (a~c) are the top canopy distributions from the control experiments, Group DIR and DIF, and different lines denote different establishment rates; (d) comparison among cases with the minimum (dashed lines) and maximum (solid lines) establishment rates from different experiments (red: Control experiments, blue: Group DIR, black: Group DIF); distribution of the lower canopy layers from Group DIR (e) and DIF (f)

同出发点.随着萌发率增加,直射光组表现为高大冠层减少而低矮冠层增加,且曲线半高宽逐渐增大,与图3(f)顶层冠层高度标准差增加相对应.此外,各曲线之间的交点均大致位于24~25 m,表明该高度可能是直射光试验(在该光强下)的特征高度之一.另一方面,散射光组主要表现为曲线逐渐向低高度方向偏移并接近正态,但曲线宽度变化不明显;各曲线与红线的交点由红线峰值(约28 m)逐渐降低,在最大萌发率试验时约降至24 m.

3.5 讨论

本研究综合考虑了两类经典生态竞争模型的特性.式(1)可视为Monod模型的推广形式,不仅生长项 G 对资源的依赖性更为复杂(附录A),同时消耗项 D 也依赖于相对生长率,即间接依赖于资源获取.而式(2)并未考虑Lotka-Volterra模型中的自抑制(种内竞争)项.其实,个体尺度的自抑制已在式(1)中考虑,而群体尺度的自抑制则可由个体相互作用统计得到,因而无需显式描述.

不同于经典竞争模型,本研究显式考虑了每个个

体的特性及相互作用,并统计得到群体的结构特征.结果表明,顶层冠层平均高度随着群体竞争度的增加而下降(图3(e)),这与经典竞争理论的自疏机制(self-thinning)^[29,30]相一致.但本研究所揭示的群体结构特征则不同于经典竞争理论.经典生态竞争理论中不同物种(或个体)间不发生转换,认为竞争将加剧群体或个体间的差异,甚至导致单一物种(或个体)优势(竞争排除原理).与之不同,本研究关注单一物种(或生长特性相似的多物种)内个体竞争形成的群体结构,其个体竞争特性会随生长过程(从小到大)而发生变化.

在完全非对称性竞争情况下,大个体具有竞争优势.一方面,虽然大个体的死亡率受竞争影响较小,但由于小个体死亡率上升,即小个体生长成大个体的几率降低,最终导致稳定结构中大个体比重下降,而小个体比重反而上升(图6(a)).这与经典竞争理论中优势个体(群体)比重上升而劣势个体(群体)比重下降截然不同.另一方面,从生态系统角度出发,随着群体中个体数的增加(覆盖度上升),小个体总数上升与存活率下降相平衡,大个体覆盖度分布趋于稳定(图5(b)),其生态学意义尚待进一步研究.而在完全对称性竞争情况下,个

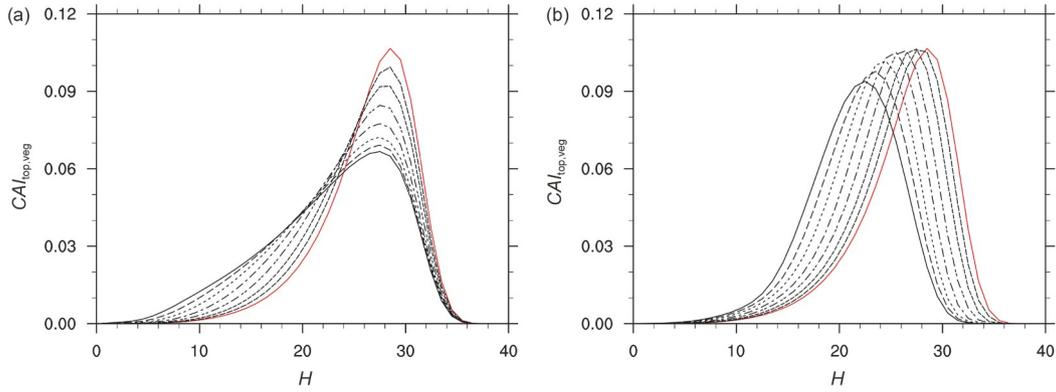


图6 植被覆盖区域的顶层冠层覆盖度随高度的变化。(a)和(b)分别对应直射光组和散射光组。红色曲线为无竞争组的结果,分别对应于试验组DIR和DIF萌发率为0的情况;黑色实线则对应于最大萌发率试验

Figure 6 Changes in top canopy fractional coverage with canopy height over vegetated areas. (a) and (b) are from Group DIR and Group DIF, respectively. The red lines denote control experiments without competition, corresponding to the cases $e_r=0$ in Experiment Group DIR and DIF, and the black solid lines denote the cases with the maximum establishment rate

体间没有明显的竞争差异,不同高度的个体死亡率均上升,从萌发到长成大个体的存活率受竞争影响降低的幅度大于小个体,因此群体结构中大个体比重下降(图6(b)).与完全非对称性竞争不同的是,随着个体数上升,群体竞争度加大,个体资源供给率继续下降,导致在高覆盖度情况下大个体无法生存,其总数反而低于低覆盖度情况(图5(c)),最终生态系统以小个体为主.这也与经典竞争理论关于完全对称性竞争的结论有所不同.

本研究涉及两个空间尺度,即个体尺度(最大为10~15 m)和群体尺度(约几百米到几千米),两个尺度具有截然不同的动力学特征.一方面,小尺度上可视为初值问题,由个体生长发育模型描述,每个个体以及模型格点的状态各不相同,且在不断变化.另一方面,大量个体组成的群体结构可视为统计动力学问题,生态学研究常用结构化群体动力学模型描述^[31~33].表2给出了直射光组和散射光组各试验的最大单年个体数、总个体数以及总个体年(各年个体数的总和),可见除了极低萌发率试验($e_r < 0.1$)外,单年个体数均在1万以上,总个体年则大于1千万.如何得到个体和群体之间的临界空间尺度?这也是生态系统自组织研究有待回答的关键问题.这对于地球系统模式多尺度建模有重要意义.目前,地球系统模式中陆地格点的尺度大约为10~100 km,至少跨越了从植物个体-群体-生态系统3个空间尺度,但模式一般仅对个体大小的尺度有明确定义.本研究可为选取适用于描述模式中群体结构的特征空间尺度(及个体数)提供参考.

4 总结

本文以森林生态系统光竞争为例,研究了资源竞争两种极端形式(即完全非对称性竞争和完全对称性竞争)下不同的资源分配及群体结构特征(即冠层高度分布),主要结论如下.

(1) 随着群体覆盖度(个体数)增加,竞争度增加,两种竞争形式下的顶层冠层平均高度均下降;植被覆盖区域中顶层冠层覆盖度的高度分布逐渐偏离无竞争情况对应的分布,高大冠层减少而低矮冠层增加.

(2) 随着竞争度增加,完全非对称性竞争情况下顶层冠层高度标准差(非均匀度)明显上升;中等高度个体的平均竞争度以及低矮个体的平均死亡率迅速增加,而高大个体基本没有变化;植被覆盖区域顶层冠层覆盖度曲线半高宽逐渐增大,峰值对应高度略有降低;高大冠层占模拟区域的覆盖度逐渐趋于稳定.而完全对称性竞争情况下的顶层冠层高度标准差则略低于无竞争情况;所有高度的平均竞争度和平均死亡率均上升,中低个体竞争度和高大个体死亡率的上升更为显著;顶层冠层覆盖度曲线逐渐向低高度方向偏移,峰值对应高度也显著降低,高大冠层占模拟区域的覆盖度也逐渐降低.

本文旨在探讨植物资源竞争与群体结构特性的一般性规律,而不是具体个例特征.群体竞争度(式(5))可以进一步推广为1减去群体资源总供给与总需求(即所有个体处于无竞争状态下可获得的总资源)的比值,即群体资源总需求未满足的程度,从而可应用于水资源、营养物质等其他资源的竞争形式.本研究建立的

表2 试验模拟的树木个体数^{a)}

Table 2 Number of trees in the simulations

| 萌发率 | 最大单年个体数 | | 总个体数 | | 总个体年 | |
|------|---------|--------|---------|---------|----------|-----------|
| | 直射光组 | 散射光组 | 直射光组 | 散射光组 | 直射光组 | 散射光组 |
| 0.01 | 2894 | 2958 | 35282 | 34352 | 4661693 | 4877077 |
| 0.03 | 6319 | 6934 | 80161 | 75625 | 9480164 | 10372535 |
| 0.1 | 13263 | 15596 | 181211 | 156923 | 17374363 | 20148219 |
| 0.3 | 24780 | 31376 | 373628 | 283977 | 27489594 | 33863174 |
| 1.0 | 51115 | 67835 | 830696 | 529031 | 42514756 | 58755595 |
| 3.0 | 102912 | 139573 | 1770367 | 919945 | 61862622 | 98984013 |
| 10.0 | 242170 | 316539 | 4207439 | 1707590 | 94288223 | 182247885 |

a) 总个体年是各年个体数的总和. 模拟区域大致对应0.25 km², 统计的模拟时长为1200年

个体生长发育模型基本采用生态学常用方案, 但数值模拟试验采用了一些非常规的设计. 一方面, 依据资源竞争的数学特性(而非其物理或生物学具体形式), 设计了两种极端形式试验, 可以更好地揭示资源竞争的共性特征和本质差异. 其中完全非对称性竞争适用于描述直射光竞争等大个体具有竞争优势的情况, 而完全对称性竞争则描述资源在个体间相对均匀分配(本研究中是按个体大小均匀分配)的情况, 可适用于散射光以及水和营养物质等资源竞争. 而模型显式考虑群体内大量个体相互作用的过程, 表明群体结构是不同资源竞争形式自组织的结果, 不同于经典竞争模型的结论. 我们进一步对直射光-散射光混合情况进行模拟研究(可视为两种极端形式之间的情况, 或多资源复合竞争), 发现不同比例试验得到的结果可近似表示为两种

极端情况对应群体结构的线性组合, 表明本文得到的生态系统个体相互作用与群体结构特性具有一定的普适意义. 另一方面, 引入无竞争试验作为群体竞争度趋近于0的极限情况(该结果无法直接用竞争试验组模拟得到), 并在两个试验组考虑了从超低萌发率到超高萌发率多个试验. 由此给出了生态系统群体结构随群体竞争度变化的完整数学图像(图6), 即以无竞争情况及资源竞争两种极端形式在最大覆盖度情况下对应的3个群体结构为基底, 可以在很大程度上给出一般竞争形式、任意覆盖度群体结构的主要特征. 未来工作将分别针对资源供给量随时间变化、多资源复合竞争、不同生长特性的多物种竞争等开展建模与模拟研究, 以期对自然生态系统资源竞争复杂情况有更深入的认识, 并应用于地球系统模式的多尺度建模框架设计.

致谢 感谢国家重大科技基础设施项目“地球系统数值模拟装置”的支持.

参考文献

- 1 Levin S A. The problem of pattern and scale in ecology: The Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology*, 1992, 73: 1943–1967
- 2 Chave J. The problem of pattern and scale in ecology: What have we learned in 20 years? *Ecol Lett*, 2013, 16: 416
- 3 Tilman D. Resource Competition and Community Structure. Princeton: Princeton University Press, 1982. 1–296
- 4 Tilman D. Mechanisms of plant competition. In: Crawley M J, ed. *Plant Ecology*. Oxford: Blackwell Science, 1997. 239–261
- 5 Grace J, Tilman D. Perspectives on Plant Competition. New York: Academic Press, 1990. 1–484
- 6 Rohde K. Nonequilibrium Ecology. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. 1–223
- 7 Crowther T W, Glick H B, Covey K R, et al. Mapping tree density at a global scale. *Nature*, 2015, 525: 201–205
- 8 Craine J M, Dybzinski R. Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. *Funct Ecol*, 2013, 27: 833–840
- 9 Adler P B, Smull D, Beard K H, et al. Competition and coexistence in plant communities: Intraspecific competition is stronger than interspecific competition. *Ecol Lett*, 2018, 21: 1319–1329
- 10 Weiner J. Asymmetric competition in plant populations. *Trends Ecol Evol*, 1990, 5: 360–364
- 11 Falster D S, Westoby M. Plant height and evolutionary games. *Trends Ecol Evol*, 2003, 18: 337–343

- 12 Goldberg D E, Barton A M. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: A review of field experiments with plants. *Am Nat*, 1992, 139: 771–801
- 13 Aerts R. Interspecific competition in natural plant communities: Mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *J Exp Bot*, 1999, 50: 29–37
- 14 Aschehoug E T, Brooker R, Atwater D Z, et al. The mechanisms and consequences of interspecific competition among plants. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2016, 47: 263–281
- 15 Tilman D. Resource competition between plankton algae: An experimental and theoretical approach. *Ecology*, 1977, 58: 338–348
- 16 Grover J P. Resource Competition. Dordrecht: Springer, 1997. 1–352
- 17 Nan C R, Dong S L. A review on resource competition theory (in Chinese). *Chin J Ecol*, 2003, 22: 36–42 [南春容, 董双林. 资源竞争理论及其研究进展. 生态学杂志, 2003, 22: 36–42]
- 18 Weiner J, Thomas S C. Size variability and competition in plant monocultures. *Oikos*, 1986, 47: 211–222
- 19 Cox P. Description of the “TRIFFID” Dynamic Global Vegetation Model. Hadley Centre Technical Note 24, Hadley Centre, Met Office. 2001
- 20 Schwinning S, Weiner J. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia*, 1998, 113: 447–455
- 21 Hughes J K, Valdes P J, Betts R A. Dynamical Properties of the TRIFFID Dynamic Global Vegetation Model. Hadley Centre Technical Note 56, Hadley Centre, Met Office. 2004
- 22 Chen R F, Ji M F, Guan J W, et al. Advances and prospects in plant symmetric and asymmetric competition (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 2015, 39: 530–540 [陈仁飞, 姬明飞, 关佳威, 等. 植物对称性竞争与非对称性竞争研究进展及展望. 植物生态学报, 2015, 39: 530–540]
- 23 Wu J H, Zhang S, Jiang Y, et al. Phytogeography (in Chinese). 4th ed. Beijing: Higher Education Press, 2004. 1–380 [武吉华, 张坤, 江源, 等. 植物地理学. 第四版. 北京: 高等教育出版社, 2004. 1–380]
- 24 Schultz J. The Ecozones of the World—The Ecological Divisions of the Geosphere. 2nd ed. Berlin, Heidelberg: Springer, 2005. 1–252
- 25 Canham C D, Coates K D, Bartemucci P, et al. Measurement and modeling of spatially explicit variation in light transmission through interior cedar-hemlock forests of British Columbia. *Can J For Res*, 1999, 29: 1775–1783
- 26 Ji D Y, Dai Y J. The Common Land Model (CoLM) Technical Guide. College of Global Change and Earth System Science, Beijing Normal University. 2010
- 27 Lawrence D M, Oleson K W, Mark G, et al. Parameterization improvements and functional and structural advances in version 4 of the community land model. *J Adv Model Earth Syst*, 2011, 3: 1–27
- 28 Yuan H, Dickinson R E, Dai Y, et al. A 3D canopy radiative transfer model for global climate modeling: Description, validation, and application. *J Clim*, 2014, 27: 1168–1192
- 29 Westoby M. The self-thinning rule. *Adv Ecol Res*, 1984, 14: 167–225
- 30 Firbank L G, Watkinson A R. On the effects of competition: From monoculture to mixtures. In: Grace J, Tilman D, eds. *Perspectives on Plant Competition*. New York: Academic Press, 1990. 165–192
- 31 Kohyama T, Shigesada N. A size-distribution-based model of forest dynamics along a latitudinal environmental gradient. *Vegetatio*, 1995, 121: 117–126
- 32 Moorcroft P R, Hurtt G C, Pacala S W. A method for scaling vegetation dynamics: The ecosystem demography model (ED). *Ecol Monogr*, 2001, 71: 557–586
- 33 Webb G F. Population models structured by age, size, and spatial position. In: Magal P, Ruan S, eds. *Structured Population Models in Biology and Epidemiology*. Berlin, Heidelberg: Springer, 2008. 1–50

补充材料

附录A 个体模型描述

附录B 无竞争组试验模拟方案

附录C 模拟试验采取的直射光和散射光方案

图S1 不同时刻顶层冠层高度的空间分布

图S2 个体竞争度标准差随高度的变化和死亡率标准差随高度的变化

本文以上补充材料见网络版csb.scichina.com. 补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责.

Summary for “植物个体资源竞争与群体结构特性分析”

A general model for plant resource competition and population structures

Xiaodong Zeng^{1,2*}, Xiang Song¹ & Xiaofei Gao^{1,2}

¹ International Center for Climate and Environment Sciences, Institute of Atmospheric Physics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100029, China;

² University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

* Corresponding author, E-mail: xdzeng@mail.iap.ac.cn

Resource competition is one of the major driving forces shaping ecological patterns at various scales. Competition exists as the total supply of essential resources is less than the total demand of different individuals in an ecosystem; thus, the growth of some or all individuals is reduced due to the limitation of these resources, and hence, various ecological patterns form. The self-organization processes of ecosystem resource competition show three distinct characteristics; i.e., a population has a moderate number of individuals, with each being different, and there are only local interactions among individuals within the system. A dynamic ecological model with an explicit description of competitive interactions among neighboring individual trees is constructed in this work to investigate the general features of resource competition and population structures. Despite the complex characteristics of the process through which plant size impacts competition for various resources, two simple mathematical schemes are developed to represent the two extreme cases, i.e., a completely asymmetric competition case in which the most competitive individuals obtain all the resources and a completely symmetric competition case in which resources are equally allocated among all individuals. Numerical simulations applying these two schemes are performed and compared with the control experiments in which competition is ignored and all individuals can acquire the maximum available resources. The properties of individual and population variables, such as the degree of competition and mortality rates among individuals and the distribution of the top canopy at different heights, are analyzed. The similarities and differences are compared among different competition modes and different degrees of population competition. The set of completely asymmetric competition simulations shows larger variances among individuals, such as the rapid increase in the degrees of competition for individuals with moderate heights and mortality rates for small individuals, and the standard deviations of the top canopy height are larger than those of the control group. In addition, the fractional coverage of the top canopy of tall individuals tends to be stable, indicating an invariant structure under asymmetric competition. In contrast, much smaller variances among individuals are shown in the set of completely symmetric competition simulations; the average values of both the degrees of competition and mortality rates increase at all heights, with the curves of fractional coverage of the top canopy shifting toward the lower end, and the fractional coverage of tall individuals gradually decreases. In both sets of simulations, the population structures differ from the control experiments as the degree of competition increases in that the proportion of high canopies decreases and that of low canopies increases, and the average height of the top canopies decreases. This result demonstrates the uniqueness of intraspecies competition; i.e., the influences of competition on small individuals always lead to a decrease in the possibility of small individuals growing into larger ones. This mechanism is generally ignored in classical competition theory, in which competition further intensifies differences among various species or individuals and even leads to single-species dominance (competition exclusion principle). This research provides a fundamental framework of resource competition and population structure, which can be the mathematical guideline for further studies of comprehensive problems, e.g., with multiple resources and multiple species.

resource competition, population structure, individual difference, self-organization, dynamic ecosystem modelling

doi: [10.1360/TB-2022-1250](https://doi.org/10.1360/TB-2022-1250)