

Принцип конкурентного исключения и модель Друпа

Абакумов А.И.^{*}, Козицкая И.С.^{**}

Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН, Владивосток

Аннотация. Исследуются ситуации выполнения или нарушения принципа конкурентного исключения. Принцип конкурентного исключения — это известный принцип Г.Ф. Гаузе. Принцип означает, что каждый вид имеет свою собственную экологическую нишу, и никакие два разных вида не могут занять одну и ту же экологическую нишу. В общем виде принцип конкурентного исключения говорит о невозможности длительного сосуществования видов, если их число превосходит число плотностнозависимых контролирующих рост факторов. Однако, принцип конкурентного исключения не является многократно подтвержденным законом типа физических, это всего лишь принцип-гипотеза. Факт его нарушения не является чем-то выделяющимся, сейчас известны многочисленные примеры таких нарушений. Но каждый такой случай привлекает внимание к возможным причинам нарушения. Ведь соблюдение принципа конкурентного исключения создает ясные характеристики экологических ниш, их сходства или различия. А нарушение, наоборот, размывает эти различия. Мы проследим соответствие этого принципа микробным сообществам в фитопланктоне. Исследование носит модельный характер, проведено на известной модели Друпа. Моделирование жизнедеятельности микроорганизмов занимает значительное место в исследованиях биологических процессов в культивируемых условиях. Соответствующие зависимости и уравнения применяются и для природных систем. Модель представляется системой нелинейных дифференциальных уравнений, в которой исследуются свойства решений. Эта модель применяется и к анализу фитопланктона в водоемах с использованием лабораторных методов экспериментального определения параметров. Рассматриваются уравновешенные стационарные решения, называемые равновесиями. Исследуется существование и устойчивость таких решений. Оказывается, что эти решения достаточно подробно характеризуют фазовый портрет системы дифференциальных уравнений. Вычислительные эксперименты в примерах иллюстрируют свойства решений.

Ключевые слова: сообщество, фитопланктон, фактор влияния, динамика, модель Друпа, равновесие.

ВВЕДЕНИЕ

Известный принцип Г.Ф. Гаузе означает, что каждый вид имеет свою собственную экологическую нишу, и никакие два разных вида не могут занять одну и ту же экологическую нишу [1]. В более общем виде принцип конкурентного исключения (ПКИ) говорит о невозможности длительного сосуществования видов, если их число превосходит число плотностнозависимых контролирующих рост факторов (ПКРФ). Эти факторы для краткости будем далее называть факторами влияния. Принцип конкурентного исключения не является абсолютным, обнаружено много примеров его возможного нарушения. Основную трудность в культивируемых и природных сообществах представляет выявление факторов влияния [2]. Вслед за многими

^{*} abakumov@dvo.ru

^{**} irkozic@gmail.com

авторами [3–5] мы проследим соответствие этого принципа микробным сообществам в фитопланктоне. Исследование носит модельный характер, проведено нами на известной модели Друпа [6].

Моделирование жизнедеятельности микроорганизмов занимает значительное место в исследованиях биологических процессов в культивируемых условиях [7–10]. Соответствующие зависимости и уравнения применяются и для природных систем [11]. Модели представляются системами нелинейных дифференциальных уравнений, в которых исследуются свойства решений [3]. Мы анализируем одну из таких моделей, основанную на концепции «клеточной квоты» М. Друпа [8], предложенную Д. Тилманом [12] и далее развитую в ряде работ [9]. Эта модель применяется и к анализу фитопланктона в водоемах с использованием лабораторных методов экспериментального определения параметров [13]. Рассматриваются уравновешенные стационарные решения, далее называемые равновесиями. Исследуется существование и устойчивость таких решений. Оказывается, что эти решения достаточно подробно характеризуют фазовый портрет системы дифференциальных уравнений. Вычислительные эксперименты в примерах иллюстрируют свойства решений.

МОДЕЛЬ ДРУПА

Концентрацию фитопланктона вида i обозначим y_i , вектор таких концентраций – $Y = (y_i)_{i=1}^m$. Содержание питательных веществ группы j в клетке вида i обозначим q_{ij} . Эту величину называют клеточной квотой. Содержание минеральных веществ в среде обозначается s_j . Скорость роста отдельного вида может определяться разными зависимостями от содержания питательных веществ в клетке. Один из вариантов связан с принципом «узкого места» Либиха [14]. Потребление биогенов микроорганизмами осуществляется с удельной скоростью $v_{ij}(s_j)$, а рост растительной биомассы может происходить с удельной скоростью $\mu_{ij}(q_{ij})$ в зависимости от вектора $S = (s_j)_{j=1}^n$ содержания минеральных веществ во внешней среде и матрицы $Q = (q_{ij})_{i,j=1}^{m,n}$ содержания питательных веществ в клетках растений. Из этих функций формируются матрица $V(S) = (v_{ij}(s_j))_{i,j=1}^{m,n}$ и матрица $M(Q) = (\mu_{ij}(q_{ij}))_{i,j=1}^{m,n}$. Кроме того, введем вектор $\underline{M}(Q) = \left(\min_{j=1,\dots,n} \mu_{ij}(q_{ij}) \right)_{i=1}^m$.

Однако, рост биомассы происходит по принципу «узкого места» Либиха с наименьшей возможной скоростью. Этот принцип является дискуссионным [3,15], но в ряде ситуаций он лучше других объясняет процессы роста биомассы вида.

Модель динамики масс системы приобретает вид:

$$\begin{aligned} \frac{dy_i}{dt} &= \left(\min_{j=1,\dots,n} \mu_{ij}(q_{ij}) - D \right) y_i, \\ \frac{ds_j}{dt} &= D(s_j^{(0)} - s_j) - \sum_{i=1}^m v_{ij}(s_j) y_i, \\ \frac{dq_{ij}}{dt} &= v_{ij}(s_j) - q_{ij} \cdot \min_{j=1,\dots,n} \mu_{ij}(q_{ij}), \end{aligned}$$

для $i = 1, \dots, m; j = 1, \dots, n$.

В матричном виде модель получает следующую форму:

$$\frac{dY}{dt} = (\underline{M}(Q) - D) * Y, \quad (1)$$

$$\frac{dS}{dt} = D(S^{(0)} - S) - V^T(S)Y, \quad (2)$$

$$\frac{dQ}{dt} = V(S) - \underline{M}(Q) * Q, \quad (3)$$

Кроме оговоренных, в этой модели через D обозначен либо скаляр, либо вектор с компонентами D в зависимости от контекста, символ «*» обозначает покомпонентное умножение векторов или матриц.

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ЗАВИСИМОСТИ И ИХ ОБОБЩЕНИЕ

Конкретизация функций модели (1) – (3) в приложениях осуществляется на основе формулы М. Друпа для удельной скорости роста фитоорганизмов:

$$\mu_{ij}(q_{ij}) = \mu_{ij}^{(0)} \left(1 - \frac{q_{ij}}{q_{ij}} \right). \text{ Через } q_{ij} \text{ обозначены нижние границы для внутриклеточных}$$

концентраций питательных веществ. Удельные скорости минерального питания в зависимости от содержания веществ во внешней среде определяются формулами

$$v_{ij}(s_j, q_{ij}) = v_{ij}^{(0)} \frac{s_j}{k_{ij} + s_j} \quad [7].$$

Для исследования равновесий рассмотрим обобщение модели (1) – (3) за счет более общих требований для функциональных зависимостей. Подобный подход повсеместно применяется в разных областях математических приложений, в биологических приложениях его, в частности, активно использовал А.Н. Колмогоров [16].

Вместо конкретных формульных представлений функций модели, потребуем от них выполнения общих свойств.

(*) Функцию $\mu_{ij}(q_{ij})$ предполагаем строго возрастающей по q_{ij} , функцию $v_{ij}(s_j)$ строго возрастающей по s_j . Эти функции предполагаются непрерывно дифференцируемыми в своих областях определения.

Далее мы будем изучать модель (1) – (3) при указанных выше условиях (*). В этом случае модель будем называть *общей*.

СВОЙСТВА РЕШЕНИЙ

Введем вектор переменных

$$E = S + Q^T Y.$$

Содержательно эта переменная означает общее количество вещества каждого типа в исследуемой системе.

Утверждение. В общей модели (1)–(3) общее количество вещества $E(t)$ обладает асимптотическим свойством

$$\lim_{t \rightarrow \infty} E(t) = S^{(0)}.$$

Доказательство. Из системы (1)–(3) для переменной E следует выполнение уравнения

$$\dot{E} = D(S^{(0)} - E).$$

Проверка осуществляется непосредственной подстановкой выражений из системы (1)–(3). Отсюда получаем решение вида $E(t) = S^{(0)} + (E(0) - S^{(0)})e^{-Dt}$. Это означает,

что в равновесии E_* выполняются равенства $E_* = S^{(0)}$. Кроме того, отсюда следует, что всякое решение обладает свойством $\lim_{t \rightarrow \infty} E(t) = S^{(0)}$. Из этого получаем, что все неотрицательные решения в модели (1) – (3) ограничены. Доказательство закончено.

Таким образом, модель Друпа имеет аттрактор – притягивающее множество –

$$A = \{(Y, S, Q) : S + Q^T Y = S^{(0)}\}. \quad (4)$$

в конечномерном пространстве соответствующей размерности. Динамика любого решения в модели Друпа подчиняется притягивающему эффекту множества A . В частности, всякое равновесное решение принадлежит аттрактору.

Разумно предполагать, что наличие аттрактора в модели Друпа известно со времени создания модели [8], но нам не удалось обнаружить какой-либо конкретики на этот счет и тем более авторов результата.

ПОИСК РАВНОВЕСНЫХ РЕШЕНИЙ

Модель (1)–(3) имеет тривиальное равновесие с $Y_* = 0$. Остальные равновесия нетривиальны по Y . Равновесие со всеми положительными компонентами Y_* будем называть *полным*.

Алгоритм поиска равновесных решений

Обозначим множества $I = \{1, \dots, m\}$, $J = \{1, \dots, n\}$. Выбираем непустое множество $I_e \subset I$ в качестве набора предполагаемых положительных значений y_{i*} для $i \in I_e$. Определим вектор Y_e как подвектор вектора Y с компонентами номеров $i \in I_e$ и матрицу Q_e как подматрицу матрицы Q с номерами строк $i \in I_e$ и столбцами номеров $j \in J$. Тогда равновесие определяется из системы уравнений

$$\underline{M}(Q_e) - D = 0, \quad (5)$$

$$S^{(0)} - S - Q_e^T Y_e = 0, \quad (6)$$

$$V(S) - DQ_e = 0. \quad (7)$$

Уравнение (6) получено из уравнения аттрактора (4), поскольку равновесие принадлежит аттрактору (4). В уравнение (7) подставляем S из уравнения (6)

$$V(S^{(0)} - Q_e^T Y_e) - DQ_e = 0$$

и из последнего уравнения находим зависимость $Q_e = Q(Y_e)$. Подставив эту зависимость в (5), находим равновесный вектор Y_{*e} . Тогда из уравнений (6), (7) получаем равновесные S_*, Q_{*e} . Дополняем нулями оставшиеся компоненты, получаем равновесный вектор Y_* . В результате получаем одно из возможных равновесий (Y_*, S_*, Q_*) . Полное исследование множества равновесных решений представляется чисто математической проблемой и не является предметом этой работы.

Возможность реализации найденного для модели (1)–(3) равновесия требует неотрицательности найденных компонент (Y_*, S_*, Q_*) равновесия и выполнения неравенств $Q_* \geq \underline{Q}$.

Здесь $\underline{Q}$ – матрица из q_{ij} , а матрица Q_* получена из матрицы Q_{*e} дополнением строк из элементов q_{ij} .

ДИНАМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА РЕШЕНИЙ, АСИМПТОТИКА

При фиксированных параметрах свойства решений на начальном периоде времени в модели Друпа определяются начальными данными. На далеких временах поведение решений определяется аттрактором (4). Асимптотические свойства решений можно исследовать в модели

$$\frac{dY}{dt} = (\underline{M}(Q) - D) * Y, \quad (8)$$

$$\frac{dQ}{dt} = V(S^{(0)} - Q^T Y) - \underline{M}(Q) * Q, \quad (9)$$

где по сравнению с моделью (1)–(3) с учетом определяющего для аттрактора уравнения (4) исключена переменная S . Это означает, что в модели (8)–(9) определяются решения на аттракторе (4).

Именно к этим решениям на аттракторе становятся близки решения модели (1)–(3) на больших временах.

Принцип Г.Ф. Гаузе означает, что каждый вид имеет свою собственную экологическую нишу и никакие два разных вида не могут занять одну и ту же экологическую нишу. Другими словами, принцип конкурентного исключения говорит о невозможности длительного сосуществования видов, если их число превосходит число плотностнозависимых контролирующих рост факторов. Эти факторы составляют основные признаки экологических ниш, по ним ниши различаются. Факторы предполагаются независимыми. Для стационарных состояний принцип конкурентного исключения в моделях сообщества исследован тщательно и подробно [2, 17–19].

В динамических режимах число видов в сообществе может превосходить число факторов. Известным примером является сообщество видов планктона, сосуществующих на ограниченном пространстве с небольшим числом ПКРФ. В современной экологии данный парадокс известен как «парадокс планктона» или «парадокс Хатчинсона» [4, 20]. В то же время существуют трактовки «парадокса планктона», согласующие его с принципом конкурентного исключения. Объяснения связаны с наличием многих неучтенных ПКРФ, например, пространственно-временных неоднородностей. Вместе с тем, построены примеры нарушения принципа конкурентного исключения в достаточно общих ситуациях [17].

КОМПЬЮТЕРНЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТЫ

В модели Друпа (1)–(3) построим ситуацию нарушения ПКР. Для проведения вычислительного эксперимента построен пример сообщества из четырех видов фитопланктона с тремя типами биогенных веществ.

Следуя традиционным представлениям о водных экосистемах, концентрации фитопланктона и биогенов будем измерять в $г/м^3$, внутриклеточные концентрации питательного вещества – в $г\text{ вещества}/г\text{ сырой массы фитопланктона}$, время – в сутках. Остальные показатели имеют соответствующие единицы измерения.

Минеральные вещества оцениваются в содержании в них элементов N, P, Si. Соотношение этих веществ в количестве атомов в клетках планктона по Редфилду [11] постулируется как 16:1:23. Если учесть атомные массы, то это соотношение становится примерно 7.24:1:20.86. Последняя пропорция в единицах масс принята за базовую при построении численной апробации вышеизложенного метода, нахождения возможных равновесных состояний данной системы. Вещества нумеруются в следующем порядке: азот, фосфор, кремний.

Из четырех видов первый чувствителен к азоту, второй к фосфору, третий к кремнию, а у четвертого соотношения веществ соответствуют Редфилду. В таблице 1 чувствительность проявляется в повышенном значении соответствующего показателя q наименьшего возможного значения внутриклеточной концентрации вещества.

Всем видам предоставим одинаковые потенциальные возможности роста: $\mu_{ij}^{(0)} = \mu^{(0)} = 2$. Скорость входного потока возьмем $D = 0.1$. Концентрации веществ во входящем потоке $S^0 = (0.0155, 0.0022, 0.0401)$.

Таблица 1. Исходные данные примера (все данные умножаются на 10^{-3})

Параметр	Вещество	Первый вид	Второй вид	Третий вид	Четвертый вид
v	N	2.1	1.6	1.2	1.5
	P	0.2	0.4	0.04	0.2
	Si	3.2	3.6	5.1	4.4
k	N	7.0	7.0	7.0	7.0
	P	1.0	1.0	1.0	1.0
	Si	21.0	21.0	21.0	21.0
q	N	10.0	5.0	4.0	7.0
	P	0.5	2.0	0.1	1.0
	Si	12.0	16.0	24.0	21.0

Одним из равновесных решений при параметрах из таблицы 1 является решение $Y_* = (0.38, 0.32, 0.2, 0.1)$, $S_* = (0.007, 0.001, 0.021)$ при соответствующей матрице Q_* .

Компьютерные эксперименты демонстрируют существование и устойчивость найденного равновесного решения. На всех рисунках первый вид обозначен синим цветом, второй – зеленым, третий – красным, четвертый – пурпурным (фуксиновым) цветом. По горизонтальной оси приведено время в сутках. Промежуток времени, как правило, около года (400 суток). В некоторых случаях он увеличен, например, для демонстрации асимптотических свойств решений. По вертикальной оси – концентрации фитопланктона.

Рисунок 1 демонстрирует существование и возможную локальную устойчивость равновесия.

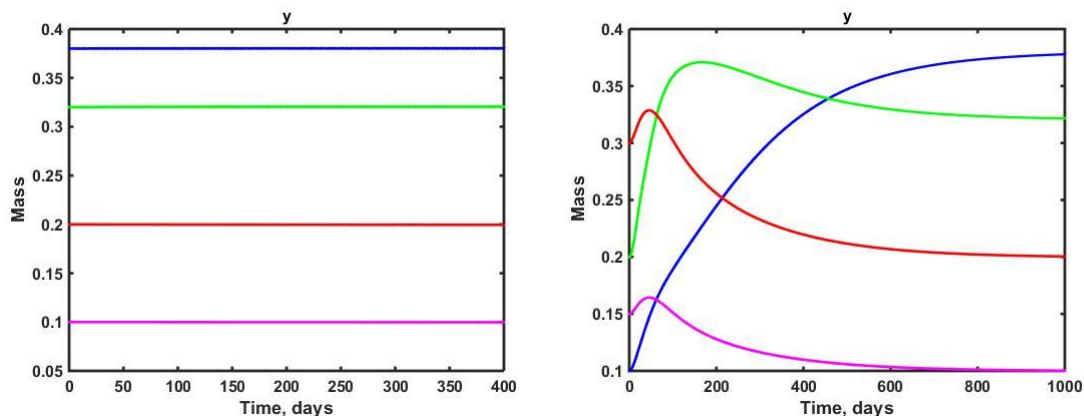


Рис. 1. Равновесие концентраций фитопланктона при параметрах таблицы 1 (слева) и возможная динамика при вариации начальных условий (справа).

Таким образом, в этом примере существует устойчивое равновесие четырех видов при трех факторах влияния, Эта ситуация свидетельствует о нарушении ПКИ. Комментарий по этому поводу приведен в Заключение.

Для тех же параметров модели можно привести набор начальных данных, при которых реализуется иное полное равновесие. Это иллюстрация того, что множество полных равновесий неоднородно.

Приведем результаты расчетов, в которых меняются концентрации минеральных веществ во входящем потоке.

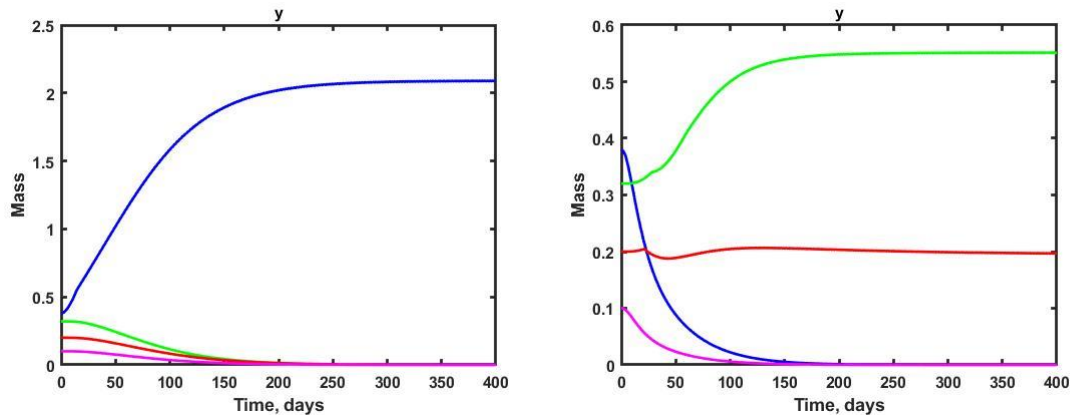


Рис. 2. Вариации концентраций азота в 2 раза: увеличение (слева) и уменьшение (справа).

Рисунок 2 убедительно демонстрирует зависимость первого вида от концентрации соединений азота. Аналогично рисунок 3 показывает зависимость второго вида от концентрации соединений фосфора, а рисунок 4 – зависимость третьего вида от концентрации соединений кремния.

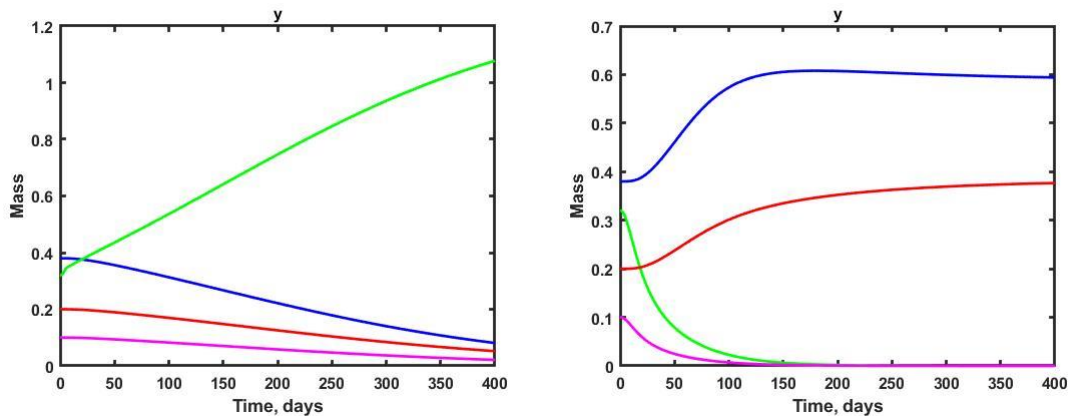


Рис. 3. Вариации концентраций фосфора в 2 раза: увеличение (слева) и уменьшение (справа).

При этом уменьшение концентраций фосфора и кремния дает преимущество первому виду, что объясняется, на наш взгляд, сравнительно низкими нижними границами содержания этих веществ в клетках первого вида.

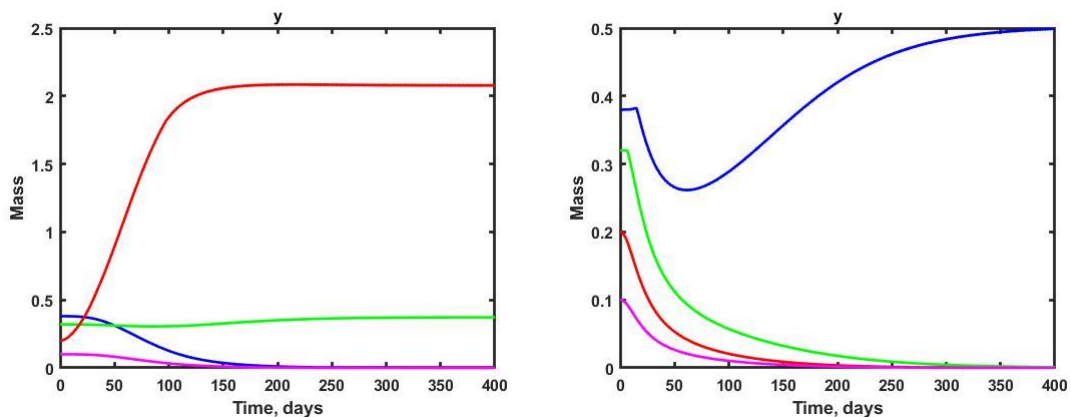


Рис. 4. Вариации концентраций кремния в 2 раза: увеличение (слева) и уменьшение (справа).

Рисунок 5 демонстрирует зависимости динамики видов от концентраций минеральных веществ во входящем потоке.

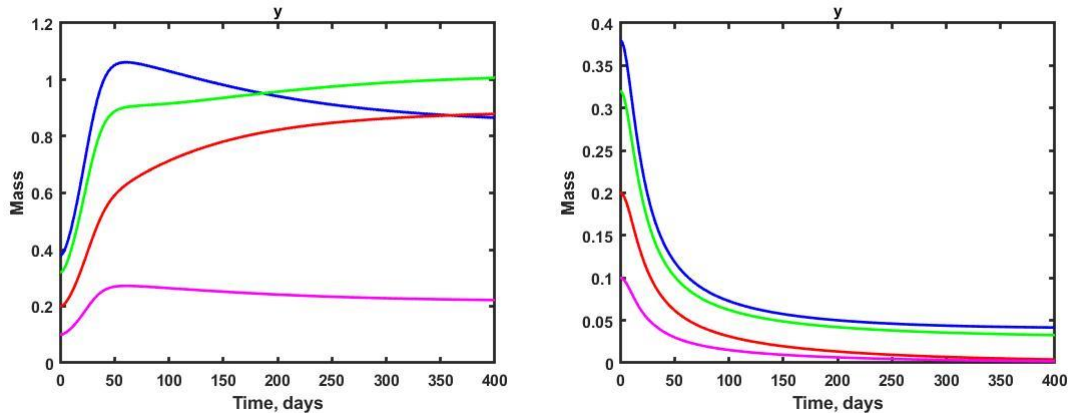


Рис. 5. Вариации концентраций всех минеральных веществ в два раза: увеличение (слева) и уменьшение (справа).

А рисунок 6 показывает, что в годовом цикле «выигрывает» тот вид, определяющее питательное вещество которого имеет большие концентрации в конце весны – начале лета.

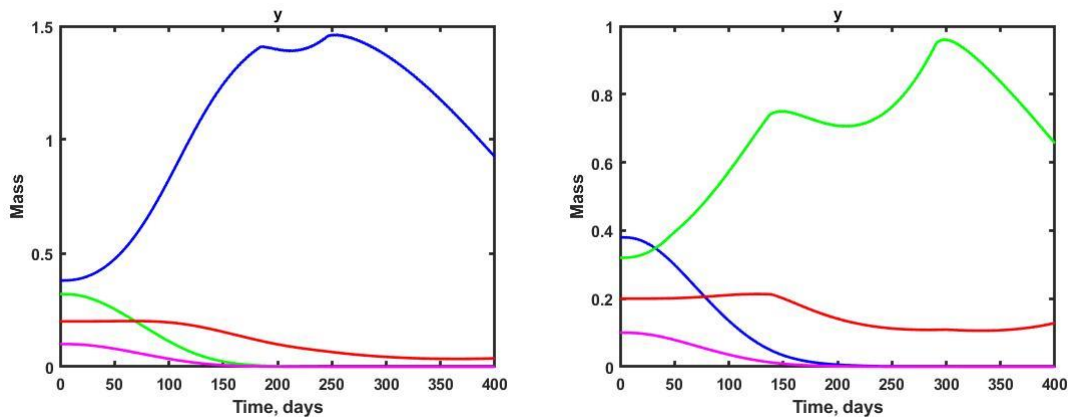


Рис. 6. В течение года концентрация азота в середине года максимальна, а фосфора минимальна (слева) или концентрация азота в середине года минимальна, а фосфора максимальна (справа).

Вариация скорости протока D приводит к ожидаемому результату: при возрастании скорости протока концентрации видов уменьшаются и виды «вымываются» из системы, а при уменьшении скорости протока их концентрации несколько возрастают.

Приведенные расчеты касаются, на наш взгляд, показательных свойств решений при неизменных параметрах видов. Они демонстрируют зависимости динамики концентраций видов от концентраций веществ во внешней среде. Даже небольшие вариации некоторых характеристик видов могут приводить к существенным изменениям динамических свойств решений. Вместе с тем, четырёхвидовое сообщество имеет устойчивые равновесные режимы и динамику без вырождения видов при трех факторах влияния. Это противоречит ПКИ на модельном уровне.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На базе модели Друпа построен пример, нарушающий принцип конкурентного исключения. Однако, ПКИ не является многократно подтвержденным законом типа физических, это всего лишь принцип. Факт его нарушения не является чем-то выделяющимся, поскольку сейчас известны многочисленные примеры таких нарушений. Но каждый такой случай привлекает внимание к возможным причинам таких нарушений. Ведь соблюдение ПКИ создает ясные характеристики экологических ниш, их сходства или различия. А нарушение, наоборот, размывает эти различия.

Что же можно предполагать в нашем случае? Надо провести проверку, являются ли сконструированные четыре вида действительно независимыми. Но четкого признака независимости видов, как я понимаю, не существует. Ряд параметров независим в смысле линейной независимости векторов. Динамика видов в вычислительных примерах показывает независимость всех четырех видов: нет явных аналогов в смысле монотонности и скоростей изменения концентраций. Это позволяет предполагать модельную независимость видов. Конечно, построенный пример является модельным. Реализуемость ситуации в природных или лабораторных условиях неизвестна. Кроме того, в модели Друпа используются внутриклеточные концентрации веществ. Не является ли это признаками возникновения дополнительных факторов влияния?

В работе приведено полезное свойство существования аттрактора, которое почти наверняка является общеизвестным, но при моделировании используется сравнительно редко. Наличие аттрактора позволяет сравнительно легко изучать асимптотические свойства решений, в частности равновесия. На начальном же временном промежутке решения определяются начальными данными задачи.

И последнее соображение. Оно вытекает из наблюдений за поведением решений в компьютерных расчетах. Для реальных моделируемых ситуаций максимальные скорости роста $\mu_{ij}^{(0)}$ для видов, как правило, значительно больше скорости протока D . Это приводит к тому, что текущие концентрации лимитирующих минеральных веществ в клетках близки к их минимальным значениям. Отсюда можно сделать приблизительные оценки динамических свойств решений умозрительно, без расчетов. Опытные исследователи пользуются таким свойством для предварительных оценок возможных динамик.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИАПУ ДВО РАН (тема № FFWF-2021-0004).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Gause G.F. *The struggle for existence*. Baltimore: The Williams & Wilkins Company, 1934. 163 p.
2. Degermendzhi A. Coexistence of microbial populations and autostabilization of regulating factors in continuous culture: theory and experiments. *Aquatic Ecology*. 2010. V. 44. P. 541–560.
3. Абросов Н.С., Боголюбов А.Г. *Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов*. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1988. 327 с.
4. Hutchinson G.E. The Paradox of the Plankton. *The American Naturalist*, 1961. V. 95. No. 882. P. 137–145. doi: [1086/282171](https://doi.org/10.1086/282171)
5. Адамович В.А., Терсков И.А., Дегерменджи А.Г. Эффект аутостабилизации контролирующего рост факторов и взаимодействия в сообществе. *ДАН*. 1987. Т. 295. №5. С. 1236–1239.
6. Droop M.R. Some thoughts on nutrient limitation in algae. *Journal of Phycology*. 1973. № 9. P. 264–272. doi: [10.1111/j.1529-8817.1973.tb04092.x](https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1973.tb04092.x)
7. Monod J. The growth of bacterial cultures. *Annual Review of Microbiology*. 1949. V. 111. № 2. P. 371–394. doi: [10.1146/annurev.mi.03.100149.002103](https://doi.org/10.1146/annurev.mi.03.100149.002103)
8. Droop M.R. The nutrient status of algal cells in continuous culture. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 1974. V. 54. P. 825–855.
9. Силкин В.А., Хайлов К.М. *Биоэкологические механизмы управления в аквакультуре*. Л.: Наука, 1988. 230 с.

10. Адамович В.В., Рогозин Д.Ю., Дегерменджи А.Г. Поиск критерия регулирования в непрерывной культуре микроорганизмов. *Микробиология*. 2005. Т. 74. № 1. С. 5–16.
11. Йоргенсен С. Э. *Управление озерными системами*. Москва: Агропромиздат, 1985. 160 с. (перевод с англ. Jordensen S.E. *Lake management*. Oxford etc.).
12. Tilman D. Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. *Ecology*. 1977. V. 58. P. 338–348.
13. Silkin V.A., Abakumov A.I., Pautova L.A., Mikaelyan A.S., Chasovnikov V.K., Lukashova T.A. Co-existence of non-native and the Black sea phytoplankton species. Invasion hypotheses discussion. *Russian Journal of Biological Invasions*. 2011. V. 2. № 4. P. 256–264.
14. Justus von Liebig. *Ueber das Studium der Naturwissenschaften und über den Zustand der Chemie in Preußen*. Braunschweig: Vieweg, 1840.
15. Ризниченко Н.Ф., Рубин А.Б. *Математические модели биологических продукционных процессов*. М.: Изд-во МГУ, 1993. 300 с.
16. Колмогоров А.Н. Качественное изучение математических моделей популяций. *Проблемы кибернетики*. М.: Наука, 1972. Вып. 25. С. 100–106.
17. McGehee R., Armstrong R.A. Some Mathematical Problems Concerning the Ecological Principle of Competitive Exclusion. *Journal of Differential Equations*. 1977. V. 23. P. 30–52. doi: [10.1016/0022-0396\(77\)90135-8](https://doi.org/10.1016/0022-0396(77)90135-8)
18. Дегерменджи А.Г., Печуркин Н.С., Шкидченко А.Н. *Аутостабилизация факторов, контролирующих рост в биологических системах*. Новосибирск: Наука, 1979. 139 с.
19. Degermendzhi A.G. On the problem of coexistence of interacting continuous populations. In: *Mixed continuous cultures of microorganisms*. Pechurkin N. Ed.; Nauka: Novosibirsk 1981, P. 26–106 (in Russian).
20. Munkemüller T., Bugmann H., Johst K. Hutchinson revisited: Patterns of density regulation and coexistence of strong competitors. *J. Theor. Biol.* 2009. V. 259. № 1. P. 109–117. doi: [10.1016/j.jtbi.2009.03.010](https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2009.03.010)

Рукопись поступила в редакцию 04.10.2024, переработанный вариант поступил 26.11.2024.
Дата опубликования 11.12.2024.

===== MATHEMATICAL MODELING =====

Competitive Exclusion Principle and Droop's Model

Abakumov A.I., Kozitskaya I.S.

Institute of Automation and Control Processes, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

Abstract. The situations of fulfillment or violation of the principle of competitive exclusion are investigated. The principle of competitive exclusion is a well-known principle of G.F. Gause. The principle means that each species has its own ecological niche, and no two different species can occupy the same ecological niche. In general, the principle of competitive exclusion states that long-term coexistence of species is impossible if their number exceeds the number of density-dependent factors controlling growth. However, the principle of competitive exclusion is not a repeatedly confirmed law of the physical type; it is only a principle-hypothesis. The fact of its violation is not something outstanding, since numerous examples of such violations are now known. But each such case draws

attention to the possible causes of such violations. After all, compliance with the principle of competitive exclusion creates clear characteristics of ecological niches, their similarities or differences. And violation, on the contrary, blurs these differences. We will trace the correspondence of this principle to microbial communities in phytoplankton. The study is of a model nature, conducted on the well-known Droop model. Modeling the vital activity of microorganisms occupies a significant place in the study of biological processes in cultivated conditions. The corresponding dependencies and equations are also applied to natural systems. The model is represented by a system of nonlinear differential equations, in which the properties of the solutions are investigated. This model is also applied to the analysis of phytoplankton in water bodies using laboratory methods of experimental determination of parameters. Equilibrated stationary solutions, called equilibria, are considered. The existence and stability of such solutions are investigated. It turns out that these solutions characterize the phase portrait of the system of differential equations in sufficient detail. Computational experiments in examples illustrate the properties of the solutions.

Key words: *community, phytoplankton, influence factor, dynamics, Droop model, equilibrium.*