

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации

---

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
высшего образования  
РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ

Ерёмина Т.Р., Волощук Е.В., Хаймина О.В.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКОСИСТЕМ:  
ПРАКТИКУМ

ПГГМУ  
Санкт-Петербург  
2019

УДК [574.5:001.891.57](076.5)  
ББК 28.08я73  
E70

*Рецензент:* Исаев Алексей Владимирович, канд. геогр. наук, старший научный сотрудник лаборатории моделирования океанских биогеохимических циклов Санкт-Петербургского филиала Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН.

**E70 Еремина Т.Р., Волощук Е.В., Хаймина О.В.**

Моделирование экосистем: практикум. – СПб.: РГГМУ, 2019. – 28 с.

В пособии представлены 6 практических работ, знакомящих студентов с математическими моделями, описывающими взаимодействие между популяциями гидробионтов, а также влияние на них факторов окружающей среды. Работы включают: краткую теоретическую часть, дающую общее представление о предмете исследования; цель работы; формулировку математической модели; исходные данные, необходимые для выполнения расчетов и задания к работе. В процессе выполнения практических работ студенты должны приобрести навыки формулирования задач исследования, работы с базами спутниковых данных, проведения численных расчетов по заданным критериям, графического представления результатов и их анализа.

Практикум предназначен для студентов бакалавриата, обучающихся по направлению 05.03.05 «Прикладная гидрометеорология», профиль «Прикладная океанология».

**Eremina T.R., Voloshchuk E.V., Khaimina O.V.**

Ecosystem modeling: workshop. Textbook. – St. Petersburg, RSHU Publishers, 2019. – 28 pp.

*Reviewer:* PhD in Geographic sciences, P. P. Shirshov Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia, Isaev A.V.

УДК [574.5:001.891.57](076.5)  
ББК 28.08я73

**ISBN 978-5-86813-474-6**

© Ерёмина Т.Р., Волощук Е.В., Хаймина О.В.,  
2019  
© Российский государственный гидрометео-  
рологический университет (РГГМУ), 2019

## **Введение**

В книге Ю. Одума «Основы экологии», изданной на русском языке в 1975 году сформулированы два основных тезиса, которые позже стали широко применяться при построении моделей экосистем, суть которых состоит в следующем: а) экологическая система представляет собой «преобразователь» вещества и энергии и для каждого ее компонента могут быть рассчитаны составляющие материально-энергетического баланса; б) живые организмы и их абиотическое окружение неразделимо связаны друг с другом и находятся в постоянном взаимодействии. Представление природной экосистемы в виде сложной системы, состоящей из большого числа разнородных элементов, соединенных нелинейными связями, позволило использовать так называемый «системный подход», смысл которого сводится к учёту многофакторности и многосвязности изучаемого явления, как методическую основу построения моделей экосистем.

Одним из наиболее важных направлений в развитии моделирования экосистем является прогнозирование поведения сложной динамической системы в будущем. Проблемы, вызванные нерациональным использованием и загрязнением окружающей среды, эвтрофированием водоемов, сокращением биоразнообразия обусловили развитие экологического моделирования как для целей прогноза эволюции экосистем, так и для создания систем управления и регулирования при планировании хозяйственной деятельности человека.

В данном учебном пособии представлены классические модели динамики популяций (например, модели Мальтуса, Лотки-Вольтерра) и модели, включающие различные современные подходы к формулировке задач по изучению взаимодействия абиотических и биотических составляющих водных экосистем.

### **Практическая работа № 1. Моделирование удельной скорости роста водорослей в зависимости от меняющейся внутри года температуры воды**

Функционирование водных экосистем во многом определяется нижними трофическими уровнями. Биологическая продуктивность системы основана на продуктивности фитопланктона. Изучение

фитопланктона представляет собой важную и интересную задачу. Сообщества микроорганизмов и, в частности, фитопланктон исследуются весьма интенсивно, в том числе и средствами математического моделирования [1].

Среди факторов, оказывающих наибольшее влияние на изменение скорости роста фитопланктона, можно выделить температуру, освещенность, содержание биогенных соединений и загрязняющих веществ. Тогда функция удельной скорости роста ( $\mu$ ) фитопланктона на основе гипотезы о независимости выделенных влияющих факторов примет вид:

$$\mu = f(T) \cdot f(I) \cdot f(B) \cdot f(C), \quad (1)$$

где  $f(T)$  — функция влияния температуры,  $f(I)$  — освещенности,  $f(B)$  — биогенных соединений и  $f(C)$  — функция влияния загрязняющих веществ.

Исследование влияния температуры среды на деятельность организмов и всей экосистемы в целом приобрело особую актуальность в связи с наблюдаемым глобальным изменением климата. При этом такая работа является достаточно сложной, поскольку в естественных условиях популяции организмов обычно существуют в условиях конкуренции или возможности нападения хищников, поэтому необходимо понимать, как температура регулирует множество физиологических процессов, лежащих в основе взаимодействия видов.

В настоящей работе будет рассмотрено влияние температуры на удельную скорость роста<sup>1</sup> фитопланктона без учета остальных экологических факторов.

**Экологические факторы** — любые элементы или условия среды, на которые организмы реагируют приспособительными реакциями или адаптациями. За пределами приспособительных реакций лежат летальные (гибельные для организмов) значения факторов. Таким образом, «экологический фактор — это нерасчленяемый далее элемент среды, способный оказывать прямое или косвенное воздействие на живые организмы хотя бы на протяжении одной из стадий их жизненного цикла» [5, с. 21]. Именно через экологические факторы оценивают влияние среды на организмы.

<sup>1</sup> Под удельной скоростью роста понимается отношение прироста биомассы к начальной биомассе, взятое за определенный промежуток времени.

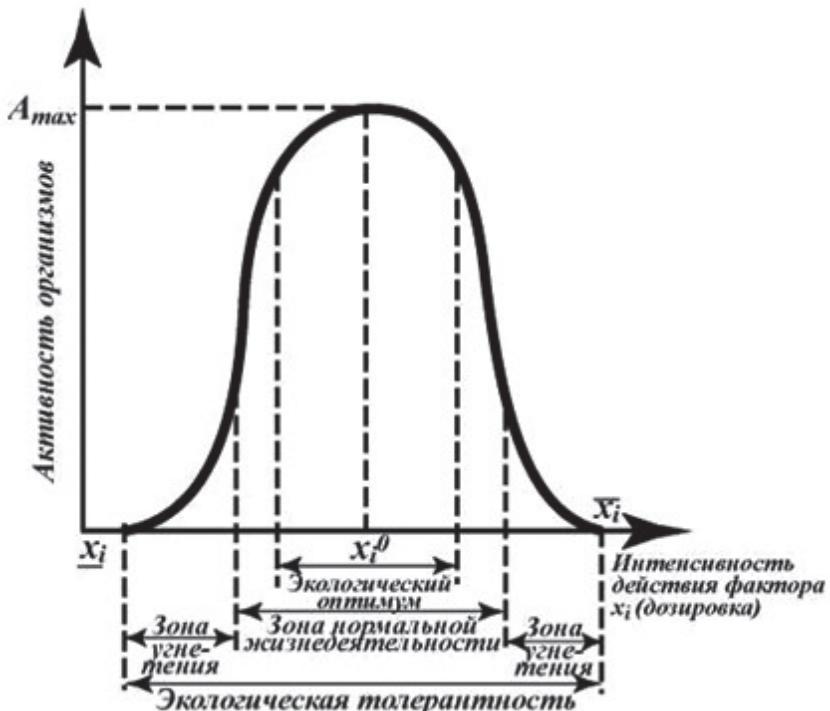


Рисунок 1. Кривая толерантности Шелфорда:  
зависимость активности организмов (ось ординат)  
от интенсивности действия экологического фактора (ось абсцисс) [19]

Одним из важнейших факторов среды для живых организмов является температура. Ее влияние на различные виды неодинаково. Согласно закону толерантности В. Шелфорда (см. Рис. 1), для организма или определенной стадии его развития существует диапазон нормальной жизнедеятельности, внутри которого находится зона экологического оптимума. За пределами зоны нормальной жизнедеятельности располагаются зоны угнетения, за пределами которых существование организмов становится невозможным [19].

Зоны оптимума для различных организмов неодинаковы. Так, например, диатомовые водоросли являются холодолюбивыми, а зеленые — теплолюбивыми. Зона оптимума для одних видов имеет значительный диапазон и такие организмы относятся к группе эврибионтов (греч. *эури* — широкий; *биос* — жизнь). Организмы

с узким диапазоном адаптации к факторам называются стенобионтами (греч. *стенос* — узкий). Виды, способные существовать в широком диапазоне температур, называются эвритермными, а те, которые способны жить только в узком интервале температурных значений, — стенотермными.

**Цель работы** — оценить влияния температуры воды на удельную скорость роста водорослей (диатомовых и зеленых) на основе модели, отражающей концепцию «интервала толерантности».

В данной работе зависимость удельной скорости роста водорослей от температуры воды представим в виде:

$$\mu(T) = \exp\left(\frac{-(T - T_{opt})^2}{2\tau^2}\right), \quad (2)$$

где  $T$  — температура воды,  $T_{opt}$  — оптимальная для данного вида водорослей температура воды,  $\tau$  — допустимое среднеквадратичное отклонение температуры воды от оптимальной.

### Задания по работе

1. Выбрать точку в Японском море и скачать ежемесячные данные по температуре вод от 5 м до 50 м за 5 последовательных лет. Данные выбрать с ресурса <http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/CARTON-GIESE/.SODA/.v2p2p4/temp/> (доступны данные с 1871 по 2008 гг.). Выбор района исследования обусловлен достаточно высокой толщиной фотического слоя, в котором обитают водоросли. Кроме этого, благодаря расположению Японского моря в области 34–44 °с.ш. возможно наблюдать сезонную изменчивость температуры вод.

2. Рассчитать скорость роста фитопланктона в зависимости от меняющейся внутри года температуры воды по следующим данным:

- глубину фотического слоя принять равной 50 м;
- оптимальная температура воды для диатомовых водорослей — 18 °C, для зеленых — 26 °C;
- $\tau$  принять равным 12 °C.

3. Построить график изменчивости скорости роста фитопланктона по глубине и по годам с использованием программного пакета Surfer.

4. Провести анализ полученных результатов. Какой вид водорослей (диатомовые или зеленые) в какой сезон года растут быстрее?

## **Практическая работа № 2.**

### **Моделирование**

### **удельной скорости роста водорослей**

### **в зависимости от освещенности водной толщи**

Еще одним важным абиотическим фактором, оказывающим влияние на скорость роста фитопланктона, является световой режим водной системы. Под влиянием энергии солнечного света и пигмента хлорофилла в клетках водорослей протекает процесс фотосинтеза, в результате которого и происходит рост.

Однако не весь спектр солнечного излучения оказывает влияние на рост, а только его часть, так называемая фотосинтетически активная радиация (ФАР) — излучение в диапазоне длин волн от 400 до 700 нм.

Эффект влияния радиации на скорость роста фитопланктона достаточно хорошо изучен. Как и в случае температуры, скорость роста водорослей линейно возрастает в диапазоне низкой освещенности, при достижении оптимального значения радиации скорость роста максимальна и достигает своего насыщения, далее она снижается вследствие фотоингибирования [23, 26]. Для разных видов водорослей эта кривая выглядит по-разному и, как правило, не симметрична, то есть, влияние низкой и высокой освещенности на скорость роста оказывается не одинаково (водоросли могут, например, медленно увеличивать скорость роста в области низкого диапазона радиации и быстро ее снижать в высоком диапазоне).

По световым предпочтениям фитопланктон разделяют на теневые и светолюбивый. Так, например, зеленые водоросли чувствительны к нехватке освещенности и являются светолюбивыми, сине-зеленые водоросли, напротив, могут переносить недостаток солнечной радиации и относятся к тенелюбивым.

В настоящей работе проводится оценка скорости роста фитопланктона в зависимости от световых параметров и характеристик воды, которые, в свою очередь, зависят от наблюдаемой температуры среды. Факторы температуры и освещенности, воздействующие на фитопланктон, как правило, положительно коррелируют между собой, поскольку солнечная радиация увеличивает

температуру поверхности воды, приводит к установлению стратификации и уменьшению перемешанного слоя, таким образом увеличивая получаемую фитопланктоном радиацию.

Оценки скорости роста проводятся по следующей модели [23]:

$$\mu(I) = \frac{\mu_{\max} \cdot I}{\frac{\mu_{\max}}{\alpha \cdot I_{opt}^2} I^2 + \left(1 - 2 \frac{\mu_{\max}}{\alpha \cdot I_{opt}}\right) \cdot I + \frac{\mu_{\max}}{\alpha}}, \quad (3)$$

где  $\mu(I)$  — скорость роста фитопланктона ( $\text{день}^{-1}$ ) как функция потока плотности фотонов  $I$  ( $\text{мкмоль фотонов}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$ );  $\mu_{\max}$  — максимальная скорость роста, достигаемая при оптимальной освещенности  $I_{opt}$  ( $\text{мкмоль фотонов}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$ );  $\alpha$  — начальный наклон кривой «радиация — скорость роста» ( $\text{мкмоль фотонов}^{-1} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{с}/\text{день}$ ).

При этом все три характеристики ( $\alpha$ ,  $\mu_{\max}$  и  $I_{opt}$ ) зависят от наблюдаемой температуры среды и являются уникальными для каждого отдельного вида водорослей. Так, например, в экспериментах, проведенных с диатомовыми водорослями *Cylindrotheca closterium*, были выявлены следующие зависимости максимальной скорости роста и оптимальной освещенности при различной температуре среды (Рис. 2) [23].

**Цель работы** — оценить удельную скорость роста трех видов водорослей в зависимости от освещенности среды.

Для удобства примем температуру воды неизменной и равной  $20^\circ\text{C}$ . Остальные исходные данные приведены в Таблице 1.

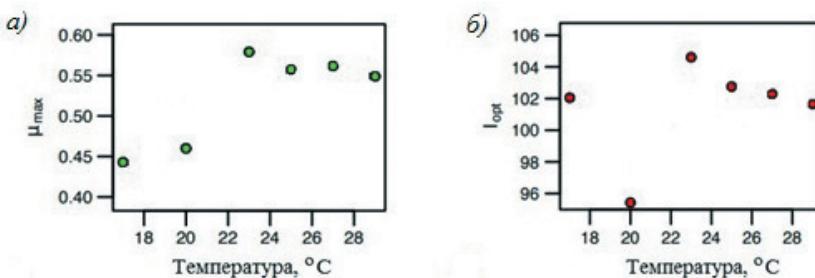


Рисунок 2. Влияние температуры воды на максимальную скорость роста (a) и оптимальную освещенность (б) для водорослей *Cylindrotheca closterium*

Таблица 1

Значения максимальной скорости роста ( $\mu_{\max}$ ),  
оптимальной освещенности ( $I_{opt}$ ) и начального наклона кривой  
«радиация – скорость роста» (α) для некоторых видов фитопланктона

Вид водорослей	$T, ^\circ\text{C}$	$\mu_{\max}, \text{день}^{-1}$	$\alpha, \text{мкмоль фотонов}^{-1} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{с}/\text{день}$	$I_{opt}, \text{мкмоль фотонов}/\text{м}^2/\text{с}$
<i>Cylindrotheeca closterium</i>	20	0,46	0,018	95,4
<i>Leptocylindricus danicus</i>		1,57	0,058	60,9
<i>Phaeocystis pouchetii</i>		1,65	0,013	295,6

### Задания по работе

1. Скачать данные по поступающей на поверхность моря солнечной радиации в точках, расположенных на различных широтах в северном полушарии (например, Северный Ледовитый океан, Белое море, Балтийское море, Азовское море, Средиземное море и т. д., выбрать минимум 4 точки) для июля месяца одного года (год выбирается из диапазона 2000–2018). Данные берутся с сайта <http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.NOAA/NCEP-NCAR/CDAS-1/MONTHLY/Diagnostic/surface/.net/.solr>.

Принимается, что ФАР примерно равна половине суммарной радиации [12]. Для перевода значений солнечной радиации в мкмоль фотонов/ $\text{м}^2/\text{с}$ , используется соотношение:  $1 \text{ Вт}/\text{м}^2 \approx 4,6 \text{ мкмоль фотонов}/\text{м}^2/\text{с}$ .

2. Рассчитать удельную скорость роста трех видов водорослей по формуле (3).

3. Построить графики изменчивости ФАР и скорости роста водорослей в зависимости от района исследования.

4. Сравнить полученные результаты, как изменяется скорость роста водорослей при изменении широты местности и, соответственно, потока солнечной радиации. Для каких водорослей какой регион является оптимальным для развития максимальной скорости роста? Сделать вывод о влиянии освещенности на скорость роста водорослей.

## **Практическая работа № 3.**

### **Оценка удельной скорости роста водорослей в зависимости от внутриклеточного содержания биогенных соединений**

Минеральное питание является одним из важнейших факторов, влияющих на рост и фотосинтез фитопланктона. Наличие в среде макро- (калий, кальций, сера, магний и т. д.) и микроэлементов (железо, цинк, медь, кремний, кобальт и т. д.), являющихся необходимыми компонентами тела водорослей, имеет решающее значение для интенсивности их роста. Соединения азота и фосфора являются наиболее важными компонентами питания водорослей, поскольку они входят в состав белковых молекул и участвуют в регуляции внутриклеточного обмена. Фитопланктон может поглощать азот в форме нитратов, нитритов и аммония, а цианобактерии — еще и в молекулярной форме; фосфор в морской среде содержится в виде ионов ортофосфорной кислоты, распределение которых зависит от pH. Понимание роли биогенных соединений для роста водорослей является важным аспектом в контролировании биологической продуктивности и связанного с ней трофического статуса водного объекта [3].

Однако скорость роста водорослей определяется непосредственно не всеми элементами питания, а только тем из них, который находится в наибольшем относительном дефиците, то есть в экологическом минимуме. Такое вещество и будет являться лимитирующим (ограничивающим) скорость роста.

Моделирование лимитирования роста фитопланктона за счет недостатка биогенных соединений может проводиться по модели Друпа или модели Моно. Модель Друпа основана на учете внутриклеточного содержания питательных веществ, что в значительной степени ограничивает применение этой модели вследствие сложности получения таких данных. В уравнении Моно, в свою очередь, показана связь роста фитопланктона и концентрации питательных веществ в воде, то есть во внешней по отношению к клетке среде.

**Цель работы** — оценить удельную скорость роста фитопланктона в зависимости от внутриклеточного содержания азота и фосфора, изменяющегося внутри года.

Расчет проводится по формуле [24]:

$$f(N, P) = \frac{2}{\frac{1}{NF} + \frac{1}{PF}}, \quad (4)$$

где  $f(N, P)$  — скорость роста фитопланктона в зависимости от внутриклеточного содержания азота и фосфора,  $NF$  и  $PF$  — функции по азоту и фосфору, соответственно. Эти функции рассчитываются следующим образом:

$$NF = \frac{(P_N/P_C) - P_{N\min}}{P_{N\max} - P_{N\min}}, \quad (5)$$

$$PF = \frac{(P_P/P_C - P_{P\min})}{(K_C + P_P/P_C - P_{P\min})} / \frac{(P_{P\max} - P_{P\min})}{(K_C + P_{P\max} - P_{P\min})}, \quad (6)$$

где  $P_N$ ,  $P_P$  и  $P_C$  — содержание азота, фосфора и углерода в клетке фитопланктона соответственно;  $P_{N\min}$ ,  $P_{P\min}$  — минимальные,  $P_{N\max}$ ,  $P_{P\max}$  — и максимальные отношения азота и фосфора к углероду в клетке фитопланктона,  $K_C$  — константа полунасыщения по фосфору для фитопланктона.

Значения функций  $NF$  и  $PF$  находятся в пределах [0; 1], а их соотношение позволит выявить лимитирующее биогенное соединение. Так, в случае, когда соотношение  $NF/PF$  близко к 1, возможны два варианта:

1) лимитирование роста фитопланктона слабое или его нет, то есть концентрации обоих соединений близки к норме;

2) наблюдается ко-лимитация, то есть и соединений азота и фосфора фитопланктону недостает.

Высокое соотношение  $NF/PF$  свидетельствует о фосфорном лимитировании, а низкое — об азотном.

Расчет скорости роста фитопланктона проводится с апреля по октябрь, поскольку наибольшая скорость роста водорослей наблюдается в теплый период года.

Данные по внутриклеточному содержанию веществ фитопланктона, а также значения констант представлены в таблицах 2–3.

Таблица 2

Содержание азота, фосфора и углерода  
в клетке фитопланктона в теплый период года

Содержание веществ, г	Месяц						
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
$P_N$	0,018	0,011	0,009	0,008	0,005	0,002	0,003
$P_P$	0,002	0,012	0,009	0,004	0,002	0,002	0,004
$P_C$	0,20	0,70	0,55	0,34	0,17	0,16	0,31

Таблица 3

Значения параметров модели

Параметр	Значение, гN(P)/гC
$P_{Nmin}$	0,007
$P_{Pmin}$	0,002
$P_{Nmax}$	0,17
$P_{Pmax}$	0,03
$K_C$	0,2

### Задания по работе

1. По имеющимся данным рассчитать функции  $NF$  и  $PF$  и выявить, какой биогенный элемент является лимитирующим внутри года.
2. Построить график изменения  $NF$  и  $PF$  внутри года.
3. Рассчитать скорость роста фитопланктона в зависимости от содержания биогенных веществ. Результаты представить в таблице и отразить на графике.
4. Что произойдет со скоростью роста фитопланктона, если внутриклеточное содержание углерода снизится на 40 %?

## Практическая работа № 4.

### Моделирование взаимодействия популяций

#### по типу «хищник–жертва».

#### Классическая модель Лотки–Вольтерра

Предложенные практически одновременно математические модели взаимодействия видов В. Вольтерра (1926 год) и взаимодействия химических веществ А. Лотки (1925 год) в дальнейшем стали классической популяционной моделью взаимодействия двух видов по типу «хищник–жертва» [13].

Исходные гипотезы В. Вольтерра [7, 13]:

- 1) пища либо имеется в неограниченном количестве, либо ее поступление с течением времени жестко регламентировано;
- 2) если имеется пища в неограниченном количестве, то прирост численности вида в единицу времени пропорционален численности вида;
- 3) если вид питается пищей, имеющейся в ограниченном количестве, то его размножение регулируется скоростью потребления пищи, т. е. за единицу времени прирост пропорционален количеству съеденной пищи;
- 4) особи каждого вида отмирают так, что в единицу времени погибает постоянная доля существующих особей;
- 5) хищник поедает жертву, причем в единицу времени количество съеденных жертв пропорционально вероятности встречи особей этих двух видов, т. е. произведению количества хищников на количество жертв;
- 6) если имеется пища в ограниченном количестве и несколько видов, которые способны ее потреблять, то доля пищи, потребляемой видом в единицу времени, пропорциональна количеству особей этого вида, взятому с некоторым коэффициентом, зависящим от вида.

При формулировке модели учтем, что в отсутствии хищника рост популяции жертвы описывается моделью Мальтуса с положительным значением удельной скорости роста  $\alpha$  (экспоненциальный рост при отсутствии лимитирующих факторов) [18], в то время как для хищника в отсутствии жертв наблюдается обратная зависимость (отрицательная удельная скорость роста популяции  $-\delta$ ). Выедание жертвы хищником прямо пропорционально вероятности встречи особей двух видов.

Запишем уравнения модели Лотки–Вольтерра:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \alpha N_1 - \beta N_1 N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} = \gamma N_1 N_2 - \delta N_2 \end{cases}, \quad (7)$$

где  $N_1$ , усл. ед. — численность жертвы;  $N_2$ , усл. ед. — численность хищника;  $\alpha$ , сутки<sup>-1</sup> — удельная скорость роста популяции жертвы;  $\gamma$ , сутки<sup>-1</sup> — удельная скорость роста популяции хищника за счет выедания жертвы;  $\beta$ , сутки<sup>-1</sup> — удельная скорость выедания жертвы;  $\delta$ , сутки<sup>-1</sup> — удельная скорость естественной смертности хищника.

Найдем решения системы уравнений (7) соответствующие стационарным условиям. Для этого запишем систему уравнений в следующем виде:

$$\begin{cases} 0 = (\alpha - \beta N_2) \cdot N_1 \\ 0 = (\gamma N_1 - \delta) \cdot N_2 \end{cases}, \quad (8)$$

Таким образом, модель Лотки–Вольтерра имеет два стационарных решения:

$$1) \quad N_1 = N_2 = 0; \quad (9)$$

$$2) \quad \begin{cases} N_2 = \frac{\alpha}{\beta} \\ N_1 = \frac{\delta}{\gamma} \end{cases} \quad (10)$$

Решение (10) показывает, что в стационарных условиях численность хищника определяется соотношением удельных скоростей роста и выедания жертвы, а численность жертвы — соотношением удельных скоростей вымирания хищника и его роста за счет выедания жертвы.

При малых отклонениях от стационарного решения (10) система уравнений (7) описывает колебания численности двух видов. Подробно поведение данной системы рассмотрено в работах [2, 13, 18].

Для графического представления решений модели (7) используют систему координат  $(N_1, N_2)$ , соответствующий график называется «фазовым портретом» системы.

Модель Лотки-Вольтерра может быть усложнена путем введения членов, лимитирующих численность хищника и жертвы в условиях внутривидовой конкуренции (учет максимально возможного числа особей данного вида ( $N_{1\max}, N_{2\max}$ )):

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \alpha N_1 \left(1 - \frac{N_1}{N_{1\max}}\right) - \beta N_1 N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} = \gamma N_1 N_2 - \delta N_2 \left(1 - \frac{N_2}{N_{2\max}}\right), \end{cases} \quad (11)$$

или путем учета трех и более видов, находящихся в различных взаимоотношениях друг с другом.

Пример использования модели Лотки-Вольтерра для моделирования морских планктонных сообществ, представлен в работе [14, 15].

**Цель работы** — исследовать временную динамику состояния двухвидовой популяции фито- и зоопланктона, взаимодействующей по типу «хищник–жертва», при малых отклонениях параметров модели от стационарного решения.

**Допущение модели** — примем, что удельная скорость роста популяции хищника (зоопланктона) за счет выедания жертвы (фитопланктона)  $\gamma$  и удельная скорость выедания жертвы  $\beta$  равны друг другу.

### Задание по работе

1. Определить значения недостающих параметров модели (7) из стационарного решения (10) с учетом принятого допущения. Исходные данные для моделирования приведены в Таблице 4.

2. Используя навыки программирования или работы в пакетах Python / MatLab, составить программу для проведения экспериментов. При вычислениях использовать явную конечно-разностную схему.

3. Для выполнения расчетов вывести систему из стационарного состояния, задав значения коэффициентов модели, отличные от стационарных условий. Выполнить несколько расчетов, иллюстрирующих различное поведение системы: а) сосуществование двух видов при отсутствии значимых трендов изменения их численности;

б) условия постепенного снижения численности жертвы; в) условия постепенного снижения численности хищника.

4. Продолжительность расчетов — 2 года, шаг по времени — 0,01 суток.

5. Проиллюстрировать полученные результаты графиками временной динамики численности видов и фазовыми портретами модели для каждого из вариантов расчетов. Привести значения коэффициентов модели (7).

Таблица 4

Начальные данные и параметры модели «хищник–жертва»

№ вар.	$N_1^0$	$N_2^0$	$\alpha$ , сутки $^{-1}$	№ вар.	$N_1^0$	$N_2^0$	$\alpha$ , сутки $^{-1}$
1	0,2	1,8	0,050	12	0,6	1,4	0,053
2	0,3	1,6	0,053	13	0,7	1,2	0,061
3	0,4	1,4	0,060	14	0,8	1,0	0,064
4	0,5	1,2	0,060	15	0,9	1,5	0,058
5	0,6	1,0	0,064	16	0,2	1,0	0,070
6	0,7	0,9	0,070	17	0,4	0,9	0,050
7	0,8	0,8	0,070	18	0,5	1,0	0,053
8	0,9	0,7	0,068	19	0,6	1,4	0,066
9	0,3	1,2	0,068	20	0,7	1,6	0,052
10	0,4	1,8	0,066	21	0,8	1,7	0,060
11	0,5	1,6	0,050	22	0,9	0,7	0,050

## Практическая работа № 5. Моделирование взаимодействия популяций по типу «хищник–жертва» в формате настольной игры

В основу данной практической работы положена статья К. Богданова «Хищник и жертва. Уравнения сосуществования», опубликованная в 1993 году в научно-популярном физико-математическом журнале «Квант» [4]. В рамках работы студентам предлагается воспроизвести на игровом поле, имитирующем морскую акваторию, динамику популяций скумбрий (жертвы) и акул (хищники).

**Цель работы** — в простом и наглядном виде продемонстрировать последствия учета внутривидовых взаимодействий и влияние неоднородности распределения особей в пространстве на динамику численности популяций.

## Правила игры

Таблица 5

Характеристики в игре (значения параметров заданы условно)

Характеристика в игре	Скумбрии	Акулы
Продолжительность жизни	10 лет	20 лет
Половозрелый возраст	от 2 лет до 8 лет	От 6 лет для самок и с 7 лет для самцов до 18 лет
Количество потомков и условия их появления	2 потомка в соседних свободных с материнской особью клетках, начиная с достижения половозрелого возраста. При отсутствии 2-х свободных клеток, скумбрия оставляет одного потомка.	1 потомок рядом с материнской особью и только в случае встречи особей противоположного пола, достигших половой зрелости. Пол новой акулы определяет подошедший партнер (например, к ячейке с самкой подошел самец, появившийся акулёнок — самец, и наоборот).
Ограничения по питанию	Достаточно переместиться на свободную клетку игрового поля. При отсутствии возможности переместиться, скумбрия погибает от голода.	Необходимо поймать скумбрью в течение 3-х ходов, иначе особь погибает от голода.
Характер хода	Смещается на одну свободную клетку в произвольном направлении (в игре определяется с помощью кубика).	Смещается на две свободные клетки в произвольном направлении при отсутствии в пределах области $5 \times 5$ клеток скумбrij или особей противоположного пола. При наличии скумбrij или особей противоположного пола в области $5 \times 5$ клеток (акула находится в центре этой области) акула движется в их направлении. При одновременном присутствии особей противоположного пола и скумбrij предпочтение при выборе направления движения отдается в пользу продолжения рода.

Окончание табл. 5

Характеристика в игре	Скумбрии	Акулы
Последовательность хода	Начинает ходить самая старшая скумбрия игрока и далее по уменьшению возраста.	Начинает ходить самая старшая акула и далее по уменьшению возраста.
Ограничения по пространству	Море безбрежно. При достижении края игрового поля, особь продолжает движение в заданном направлении, перемещаясь на противоположный край поля.	
Общая последовательность ходов	Сначала поочередно игроки перемещают своих скумбriй, после этого в той же последовательности игроки перемещают акул. После этого ход считается завершенным, и возраст всех особей увеличивается на 1 год.	
Начальные условия	по 3 скумбрии разного возраста	по 2 акулы разного возраста и пола

### Задания по работе

1. Принять участие в игре и фиксировать изменения численности «своих» скумбriй и акул, а также общую численность особей обоих видов на игровом поле.
2. Отмечать причины сокращения численности популяций скумбriй и акул (естественная смерть, гибель от голода, выедание).
3. Аппроксимировать полученные данные о динамике численности популяций линейной или нелинейной функцией, наилучшим образом описывающей имеющиеся результаты и построить фазовый портрет модели.
4. Сопоставить полученные результаты с результатами практической работы № 4.
5. Сделать прогноз развития популяций при бесконечной продолжительности игры.
6. Подготовить отчет.

## Практическая работа № 6. Моделирование внутригодовой изменчивости содержания минерального фосфора в воде незамкнутого водоема

При изучении водных экосистем на основе математического моделирования, как правило, основное внимание уделяется

воспроизведению биогеохимических циклов соединений азота и фосфора, а также таких компонент экосистемы как фитопланктон и зоопланктон [9–11, 16, 20–22, 25]. Степень детализации процессов химико-биологической трансформации соединений азота и фосфора в моделях экосистем существенно варьирует: от учета только растворенных форм неорганических соединений азота и фосфора до многоступенчатого процесса минерализации растворенного и взвешенного органического вещества [6]. Для ознакомления с современными математическими моделями экосистем можно использовать журнал *Ecological Modelling* [8] и другие периодические профильные издания, а также справочный ресурс «Биофизики России» [17].

**Цель работы** — исследование влияния физических и химико-биологических процессов на внутригодовую изменчивость содержания минерального фосфора в воде незамкнутого водоема на основе последовательно усложняемых математических моделей.

**Модель 1.** В качестве физического процесса, влияющего на содержание минерального фосфора в воде незамкнутого водоема (озера), рассмотрим изменение концентрации в результате водообмена.

Пусть имеется незамкнутый водоем глубиной  $h$  (м) и площадью зеркала  $S$  ( $\text{м}^2$ ). Расходы рек, втекающей и вытекающей из водоема, равны и составляют  $Q$  ( $\text{м}^3/\text{сутки}$ ). Концентрация минерального фосфора в водах втекающей реки равна  $P_{inp}$  (мг/л), а концентрация минерального фосфора в водах озера и вытекающей реки —  $P$  (мг/л). Тогда временная изменчивость содержания фосфора в водах водоема может быть описана уравнением (12):

$$\frac{dP}{dt} = (P_{inp} - P) * \frac{Q}{V}, \quad (12)$$

где  $V = S \cdot h$  — объем водоема ( $\text{м}^3$ ).

**Модель 2.** Введем в изложенную выше модель 1 дополнительные два компонента: сообщество фитопланктона, существующее в озере и использующее минеральный фосфор при продуцировании органического вещества, а также детрит, образующийся в процессе жизнедеятельности фитопланктона. В таком случае модель 2 будет описываться тремя уравнениями (13–15):

$$\frac{dP}{dt} = (P_{inp} - P) * \frac{Q}{V} + Decom \cdot P_{Det} - \mu_{max} \cdot Light_{Lim} \cdot P_{Lim} \cdot k_1 \cdot Phyt, \quad (13)$$

$$\frac{dPhyt}{dt} = \left( (\mu_{\max} \cdot Light_{Lim} \cdot P_{Lim}) - MortPhyt - \frac{Q}{V} \right) \cdot Phyt, \quad (14)$$

$$\frac{dP_{Det}}{dt} = (MortPhyt \cdot k_1 \cdot Phyt) - \left( Decompr + \frac{Q}{V} \right) \cdot P_{Det}, \quad (15)$$

где  $Phyt$  — биомасса фитопланктона (мг/л);  $P_{Det}$  — концентрация детрита, выраженная через содержание в нем фосфора (мг/л);  $Decomp$  — удельная скорость разложения детрита (1/сутки);  $k_1$  — доля фосфора в биомассе фитопланктона;  $\mu_{\max}$  — максимальная удельная скорость роста фитопланктона (1/сутки);  $Light_{Lim}$  — лимитирование роста фитопланктона при ограниченном поступлении света с учетом годового хода и ослаблением по глубине;  $P_{Lim}$  — лимитирование роста фитопланктона за счет ограниченного содержания минерального фосфора;  $MortPhyt$  — удельная скорость естественной смертности планктона (1/сутки).

При этом первое слагаемое уравнения (13) описывает процесс изменения концентрации минерального фосфора за счет водообмена, второе слагаемое — поступление минерального фосфора в воды озера в результате процесса разложения (минерализации) детрита, а последнее слагаемое — потребление минерального фосфора в процессе первичного продуцирования органического вещества фитопланктоном. Учтем лимитирующее влияние на развитие фитопланктона таких факторов как освещенность (16–17) и концентрация минерального фосфора (18):

$$Light_{Lim} = \frac{\ln \left( \frac{Light + k_l}{Light \cdot \exp(-h \cdot (\alpha + \beta \cdot Phyt)) + k_l} \right)}{(\alpha + \beta \cdot Phyt) \cdot h}, \quad (16)$$

$$Light = Light_{min} + \frac{1 + \sin \left( \left( \frac{2t}{365} - 0,5 \right) \cdot \pi \right)}{2} \cdot Light_{max}, \quad (17)$$

$$P_{Lim} = \frac{P}{P + k_p}, \quad (18)$$

где  $Light$  — освещенность на поверхности воды с учетом годового хода, ккал/м<sup>2</sup>;  $Light_{max}$  — максимальная освещенность на

поверхности воды летом, ккал/м<sup>2</sup>;  $Light_{min}$  — минимальная освещенность на поверхности воды зимой, ккал/м<sup>2</sup>;  $k_l$  — константа полунасыщения Михаэлиса-Ментен для освещенности, ккал/м<sup>2</sup>;  $\alpha$  — коэффициент экстинкции<sup>1</sup> света в воде (1/м);  $\beta$  — коэффициент экстинкции света фитопланктоном (1/(м·мг/л));  $k_p$  — константа полунасыщения Михаэлиса-Ментен для содержания фосфора, мг/л.

Динамика изменений биомассы фитопланктона (уравнение 14) определяется ростом биомассы фитопланктона в условиях лимитирования освещенностью и доступностью минерального фосфора (первое слагаемое), естественной смертностью фитопланктона (второе слагаемое) и выносом фитопланктона за пределы озера в результате водообмена (последнее слагаемое).

В уравнении (15) первое слагаемое учитывает образование дегрита в результате естественной смертности фитопланктона, второе слагаемое — минерализацию дегрита, а последнее слагаемое — вынос дегрита за пределы озера в результате водообмена.

**Модель 3.** Усложним модель 2, учтя процессы седиментации дегрита и фитопланктона и поступление минерального фосфора из донных отложений в воды озера. Запишем уравнения данной модели (19–22):

$$\frac{dPS}{dt} = (P_{inp} - P) \cdot \frac{Q}{V} + DecomP \cdot P_{Det} - \mu_{max} \cdot Light_{Lim} \cdot P_{Lim} \cdot k_l \cdot Phyt + P_{rel} \cdot \frac{P_{Sed}}{h}, \quad (19)$$

$$\frac{dPhyt}{dt} = \left( (\mu_{max} \cdot Light_{Lim} \cdot P_{Lim}) - MortPhyt - \frac{Q}{V} - SedPhyt \right) \cdot Phyt, \quad (20)$$

$$\frac{dP_{Det}}{dt} = (MortPhyt \cdot k_l \cdot Phyt) - \left( DecomP + \frac{Q}{V} + SedDet \right) \cdot P_{Det}, \quad (21)$$

$$\frac{dP_{Sed}}{dt} = (SedDet * P_{Det} + SedPhyt * Phyt * k_l) * h - P_{Rel} * P_{Sed}, \quad (22)$$

где  $P_{Sed}$  — содержание фосфора в донных отложениях (мг/л);  $P_{Rel}$  — интенсивность поступления фосфора из донных отложений (1/сутки);  $SedDet$  — скорость оседания дегрита (1/(м·сутки));  $SedPhyt$  — скорость оседания фитопланктона (1/(м·сутки)).

---

<sup>1</sup> Экстинкция — ослабление света в результате поглощения и рассеяния его в среде.

По сравнению с моделью 2 система уравнений модели 3 дополнена уравнением динамики содержания минерального фосфора в донных отложениях (22), где первые два члена описывают поступление фосфора в донные отложения в результате седиментации детрита и фитопланктона, а последний член — возвращение части минерального фосфора из донных отложений в толщу воды (рециклиринг). В уравнениях (19–21) дополнительно учтены эти же процессы, но с обратными знаками.

**Модель 4.** Введем в модель 3 дополнительный компонент — зоопланктон и запишем уравнения модели 4:

$$\begin{aligned} \frac{dPS}{dt} = & \left( P_{inp} - P \right) \cdot \frac{Q}{V} + DecomP \cdot P_{Det} - \mu_{max} \cdot Light_{Lim} \cdot P_{Lim} \cdot k_1 \cdot Phyt + \\ & + P_{rel} \cdot \frac{P_{Sed}}{h}, \end{aligned} \quad (23)$$

$$\begin{aligned} \frac{dPhyt}{dt} = & \left( (\mu_{max} \cdot Light_{Lim} \cdot P_{Lim}) - MortPhyt - \frac{Q}{V} - SedPhyt \right) \cdot \\ & \cdot Phyt - Graz, \end{aligned} \quad (24)$$

$$\begin{aligned} \frac{dP_{Det}}{dt} = & \left( MortPhyt \cdot Phyt + MortZoo \cdot Zoo \right) \cdot k_1 - \\ & - \left( DecomP + \frac{Q}{V} + SedDet \right) \cdot P_{Det} + Graz \cdot (1 - Y) \cdot k_1, \end{aligned} \quad (25)$$

$$Light = Light_{min} + \frac{1 + \sin \left( \left( \frac{2t}{365} - 0,5 \right) \cdot \pi \right)}{2} \cdot Light_{max}, \quad (26)$$

$$\frac{dZoo}{dt} = Graz \cdot Y - \left( MortZoo + \frac{Q}{V} \right) \cdot Zoo, \quad (27)$$

где  $Zoo$  — биомасса зоопланктона (мг/л);  $Graz$  — выедание зоопланктоном фитопланктона (мг/л/сутки), рассчитываемая по формуле (28);  $Y$  — коэффициент усвоения фитопланктона зоопланктом;  $MortZoo$  — удельная смертность зоопланктона (1/сутки).

$$Graz = Graz_{max} \frac{Phyt - GZK}{Phyt + K_{Phyt}} \cdot \frac{ZooK - Zoo}{ZooK} \cdot Zoo, \quad (28)$$

где  $ZooK$  — кормовая продуктивность зоопланктона (мг/л);  $Graz_{max}$  — максимальная удельная скорость выедание зоопланктоном фитопланктона (1/сутки);  $GZK$  — предельное значение концентрации фитопланктона, ниже которого выедание зоопланктоном отсутствует;  $K_{Phyt}$  — константа полунасыщения по концентрации фитопланктона (мг/л).

Таким образом, модель 4 дополнительно учитывает взаимодействие между «живыми» компонентами экосистемы: фито- и зоопланктом.

### Задания по работе

1. Составить блок-схемы моделей 1–4.
2. Используя навыки программирования или работы в пакетах Python / MatLab, составить программу для проведения экспериментов на моделях 1–4. При вычислениях использовать явную конечно-разностную схему.
3. Выполнить расчеты при заданных начальных условиях и базовых значениях параметров модели (см. Таблицу 6) на один год (365 суток). Проанализировать полученные результаты.
4. Повторить расчеты, последовательно изменив значения не менее чем пяти переменных. Обосновать выбор изменяемых переменных. Проанализировать полученные результаты и сравнить их с базовыми расчетами.
5. Подготовить отчет, проиллюстрировать полученные результаты графиками годового хода концентрации фосфора в воде/донных отложениях, биомассы фито- и зоопланктона.

*Таблица 6*  
Начальные условия и значения параметров моделей внутригодовой изменчивости содержания минерального фосфора в воде незамкнутого водоема

Параметр, ед. изм	Значение	Параметр, ед. изм	Значение
$S$ , м <sup>2</sup>	500000	$Decomp$ , сутки <sup>-1</sup>	0,1
$h$ , м	10	$k_1$	0,01
$Q$ , м <sup>3</sup> /сутки	50	$\mu_{max}$ , сутки <sup>-1</sup>	1,5
$P_{inp}$ , мг/л	0,2	$Light_{max}$ , ккал/м <sup>2</sup>	300
$P$ , мг/л (начальное значение)	0,02	$Light_{min}$ ккал/м <sup>2</sup>	50
$Phyt$ , мг/л (начальное значение)	4,0	$k_p$ ккал/м <sup>2</sup>	400

Окончание табл. 6

Параметр, ед. изм	Значение	Параметр, ед. изм	Значение
$P_{Det}$ , мг/л (начальное значение)	0,05	$\alpha$ , м <sup>-1</sup>	0,5
$P_{Sed}$ , мг/л (начальное значение)	30	$\beta$ , (м·мг/л) <sup>-1</sup>	0,18
$Zoo$ , мг/л (начальное значение)	2	$k_p$ , мг/л	0,2
$SedDet$ , (м·сутки) <sup>-1</sup>	0,1	$MortPhyt$ , сутки <sup>-1</sup>	0,05
$SedPhyt$ , (м·сутки) <sup>-1</sup>	0,2	$MortZoo$ , сутки <sup>-1</sup>	0,001
$Graz_{max}$ , мг/л/сутки	0,25	$P_{Rel}$ сутки <sup>-1</sup>	0,001
$Y$	0,3	$GZK$ , мг/л	0,5
$ZooK$ , мг/л	15	$K_{phyt}$ , мг/л	2

## Литература

1. Абакумов А.И., Израильский Ю.Г. Моделирование годового цикла жизнедеятельности фитопланктона в океане // Моделирование систем. – 2013. – № 2(36). – С. 14–23.
2. Алексеев В.В., Крышев И.И., Сазыкина Т.Г. Физическое и математическое моделирование экосистем. – СПб.: Гидрометеоиздат, 1992. – 368 с.
3. Биология океана. – Т.1. Биологическая структура океана / под ред. М.Е. Виноградова. – М: Наука, 1977. – 398 с.
4. Богданов К. Хищник и жертва. Уравнения существования. Научно-популярный физико-математический журнал «Квант». – 1993. – № 2 Электронный ресурс. – Режим доступа: [http://kvant.mccme.ru/1993/02/hishchnik\\_i\\_zhertva.htm](http://kvant.mccme.ru/1993/02/hishchnik_i_zhertva.htm).
5. Бродский А.К. Краткий курс общей экологии: учебное пособие. – СПб.: ДЕАН+АДИА-М, 1996. – 164 с.
6. Владимирова О.М., Ерёмина Т.Р., Исаев А.В., Рябченко В.А., Савчук О.П. Моделирование растворенного органического вещества в Финском заливе. – Фундаментальная и прикладная гидрофизика. – 2018. – Т. 11. – № 4. – С. 90–102.
7. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. – М.: Наука, 1976. – 287 с.
8. Журнал «Ecological Modelling». Электронный ресурс. – Режим доступа: <https://www.sciencedirect.com/journal/ecological-modelling>.

9. Менишуткин В.В. Имитационное моделирование водных экологических систем. – СПб.: Наука, 1993. – 160 с.
10. Менишуткин В.В. Искусство моделирования (экология, физиология, эволюция). – Петрозаводск–Санкт-Петербург, 2010. – 416 с.
11. Менишуткин В.В., Руховец Л.А., Филатов Н.Н. Моделирование экосистем пресноводных озер (обзор). 2. Модели экосистем пресноводных озер. – Водные ресурсы. – 2014. – Т. 41. – № 1. – С. 24–38.
12. Пигольцина Г.Б. Ресурсы солнечной радиации Ленинградской области // Общество. Среда. Развитие. – 2009. – № 2. – С. 181–191.
13. Ризниченко Г.Ю. Математические модели в биофизике и экологии. – Москва–Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003. – 184 с.
14. Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. Математические модели в биофизике и экологии. Биофизическая динамика продукционных процессов: в 2 ч. – Часть 1: учебник для бакалавриата и магистратуры. – М.: Издательство Юрайт, 2019. – 210 с. – Режим доступа: <https://biblio-online.ru/book/matematicheskie-metody-v-biologii-i-ekologii-biofizicheskaya-dinamika-produkcionnyh-processov-v-2-ch-chast-1-434182>
15. Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. Математические модели в биофизике и экологии. Биофизическая динамика продукционных процессов: в 2 ч. – Часть 2: учебник для бакалавриата и магистратуры. – М.: Юрайт, 2019. – 185 с. – Режим доступа: <https://biblio-online.ru/viewer/matematicheskie-metody-v-biologii-i-ekologii-biofizicheskaya-dinamika-produkcionnyh-processov-v-2-ch-c>.
16. Савчук О.П., Вулфф Ф. Круговорот азота и фосфора в открытой Балтике // Проект «Балтика». Проблемы исследования и математического моделирования экосистемы Балтийского моря. – Вып. 5. – СПб: Гидрометеоиздат, 1997. – С. 63–103.
17. Справочник «Биофизики России». Раздел «Библиотека». Электронный ресурс. – Режим доступа: <http://www.library.biophys.msu.ru>
18. Трубецков Д.И. Феномен математической модели Лотки–Вольтерры и сходных с ней. – Изв. вузов «ПИНД». – Т. 19. – № 2. – 2011. – С. 69–88.
19. Шилин М.Б., Хаймина О.В. Прикладная морская экология. Учебное пособие.– СПб., Изд. РГГМУ, 2014.– 88 с.
20. Якушев Е.В. Математическое моделирование морских биогеохимических процессов: автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора физ.-мат. наук. – М.: 2002. – 48 с.

21. Якушев Е.В. Математическое моделирование распределения и изменчивости соединений фосфора в водах океана // Гидрохимические процессы в океане. – М.: Изд ИОАН СССР, 1985. – С. 38–54.
22. Якушев Е.В., Михайловский Г.Е. Моделирование химико-биологических циклов в Белом море: расчет сезонной изменчивости фосфора, азота и кислорода // Океанология. – 1993. – Т. 33. – № 5. – С. 695–702.
23. Edwards K.F., Thomas M.K., Klausmeier Ch.A., Litchman E. Phytoplankton growth and the interaction of light and temperature: A synthesis at the species and community level // Limnology and oceanography. – 2016. – 61. – P. 1232–1244.
24. Lessin G., Lips I., Raudsepp U. Modelling nitrogen and phosphorus limitation on phytoplankton growth in Narva Bay, south-eastern Gulf of Finland // Oceanologia. – 2007. – 49 (2). – P. 259–276.
25. Savchuk O.P. Nutrient biogeochemical cycles in the Gulf of Riga: scaling up field studies with a mathematical model // J. Mar. Sys. – 2002. – 32. – P. 235–280.
26. Talmy D., Blackford J., Hardman-Mountford N. J., Dumbrell A.J., Geider R.J. An optimality model of photoadaptation in contrasting aquatic light regimes // Limnol.Oceanogr. – 2013. – 58. – P. 1802–1818. doi:10.4319/lo.2013.58.5.1802.

## **Содержание**

Введение . . . . .	3
Практическая работа № 1. Моделирование удельной скорости роста водорослей в зависимости от меняющейся внутри года температуры воды . . . . .	3
Практическая работа № 2. Моделирование удельной скорости роста водорослей в зависимости от освещенности водной толщи . . . . .	7
Практическая работа № 3. Оценка удельной скорости роста водорослей в зависимости от внутриклеточного содержания биогенных соединений. . . . .	10
Практическая работа № 4. Моделирование взаимодействия популяций по типу «хищник–жертва». Классическая модель Лотки–Вольтерра. . . . .	13
Практическая работа № 5. Моделирование взаимодействия популяций по типу «хищник–жертва» в формате настольной игры . . . . .	16
Практическая работа № 6. Моделирование внутригодовой изменчивости содержания минерального фосфора в воде незамкнутого водоема . . . . .	18
Литература . . . . .	24

*Учебное издание*

Ерёмина Татьяна Рэмовна, доцент, канд. физ.-мат. наук  
Волощук Екатерина Васильевна, канд. геогр. наук  
Хаймина Ольга Владимировна, доцент, канд. геогр. наук

Моделирование экосистем: практикум

*Начальник РИО А.В. Ляхтейнен  
Редактор Л.Ю. Кладова  
Верстка М.В. Ивановой*

---

Подписано в печать 15.05.2019. Формат 60×90 1/16. Гарнитура Times New Roman.  
Печать цифровая. Усл. печ. л. 1,75. Тираж 40 экз. Заказ № 745.  
РГГМУ, 192007, Санкт-Петербург, Воронежская ул., 79.

---