

Е.В. Жарких
А.В. Дунаев

**МОДЕЛИРОВАНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ
ПРОЦЕССОВ И СИСТЕМ**

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ОРЛОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ И.С. ТУРГЕНЕВА»

Е.В. Жарких, А.В. Дунаев

**МОДЕЛИРОВАНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ
ПРОЦЕССОВ И СИСТЕМ**

Орёл
ОГУ имени И.С. Тургенева
2025

УДК 519.711.3(072.8)
ББК 22.1825р3
Ж351

Рецензенты:

кандидат технических наук, доцент кафедры
приборостроения, метрологии и сертификации,
старший научный сотрудник научно-технологического центра
биомедицинской фотоники
федерального государственного бюджетного
образовательного учреждения высшего образования
«Орловский государственный университет имени И.С. Тургенева»
В.В. Дрёмин,

доктор технических наук, доцент, ведущий научный сотрудник
лаборатории акустооптической спектроскопии
федерального государственного бюджетного учреждения науки
«Научно-технологический центр уникального приборостроения»
Российской академии наук
А.С. Мачихин

Жарких, Е.В.

Ж351 Моделирование биологических процессов и систем: учебное
пособие / Е.В. Жарких, А.В. Дунаев. – Орёл: ОГУ имени
И.С. Тургенева, 2025. – 49 с.

ISBN 978-5-9929-1741-3

В учебном пособии рассмотрены подходы к математическому моделированию различных биологических объектов, систем и процессов от биомеханики слуховой рецепции и механизмов образования речи до процессов распространения эпидемии и популяционной динамики. Изложены основные аспекты моделирования таких систем и математические принципы, положенные в их основу, приведено подробное описание процесса моделирования в каждом случае и объяснены наблюдаемые зависимости. Пособие содержит контрольные вопросы, направленные на закрепление теоретического материала.

Предназначено студентам очной формы обучения, обучающимся по специальности 12.04.04 «Биотехнические системы и технологии». Может быть полезно студентам других технических и медицинских специальностей, например, по направлению магистратуры «Биотехнология», а также преподавателям, инженерам и медицинским работникам.

УДК 519.711.3(072.8)
ББК 22.1825р3

ISBN 978-5-9929-1741-3

© ОГУ имени И.С. Тургенева, 2025

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	4
1. Модель процесса слуховой рецепции	6
1.1. Краткое описание объекта моделирования.....	6
1.2. Описание упрощённой модели строения внутреннего уха и биомеханики слуховой рецепции	8
1.3. Порядок выполнения моделирования	11
Контрольные вопросы.....	16
2. Модель образования речевого сигнала	17
2.1. Краткое описание механизмов речеобразования	17
2.2. Основные свойства речевых сигналов	18
2.3. Описание акустической модели речевого аппарата.....	22
2.4. Порядок выполнения моделирования	26
Контрольные вопросы.....	26
3. Моделирование распространения эпидемии	28
3.1. Математическая теория распространения эпидемий	28
3.2. Порядок выполнения моделирования	31
Контрольные вопросы.....	33
4. Модель популяционной динамики (модель Мальтуса).....	34
4.1. Модель неограниченного роста	34
4.2. Модель ограниченного роста	36
4.3. Порядок выполнения моделирования	40
Контрольные вопросы.....	42
5. Модель динамики численности популяций (модель Вольтерра) ..	43
5.1. Классификация типов взаимодействия двух видов.....	43
5.2. Гипотезы Вольтерра	45
5.3. Порядок выполнения моделирования	46
Контрольные вопросы.....	47
Литература.....	48

ВВЕДЕНИЕ

Математическое моделирование является важным этапом в процессе разработки биотехнических систем. Моделирование представляет собой процесс исследования объектов познания с использованием замещающих их моделей; построение и изучение моделей реально существующих предметов и явлений. Однако биологические объекты и системы являются сложными системами, поэтому для их успешного моделирования необходимо знать уже сложившиеся теории исследуемых явлений или иметь обоснованные гипотезы, указывающие предельно допустимые при построении моделей упрощения. Поэтому подготовка современных специалистов в области биотехнических систем и технологий невозможна без ознакомления студентов с методами математического моделирования биотехнических процессов и систем.

Учебный курс дисциплины «Математическое моделирование биологических процессов и систем» составлен таким образом, чтобы обеспечить будущим врачам приобретение профессиональных компетенций, необходимых для осуществления профессиональной деятельности с использованием методов моделирования информационных процессов, реализуемых в биотехнических системах и медицинских изделиях.

В число общепрофессиональных компетенций Федерального государственного образовательного стандарта высшего образования (ФГОС ВО) специальности 12.04.04 «Биотехнические системы и технологии», соответствующих модулям дисциплины «Основы медицинской биофотоники», входит ПК-2: «Способен к построению математических моделей биотехнических систем и медицинских изделий и выбору метода их моделирования, разработке нового или выбору известного алгоритма решения задачи».

Учебный материал, изложенный в пособии, составлен таким образом, чтобы студенты были способны самостоятельно и под руководством преподавателя получить:

– представления о методах расчёта параметров и основных характеристик моделей любого из рассмотренных классов; практических навыках работы с программными пакетами математического моделирования;

– знания об особенностях биологических объектов моделирования и методиках экспериментальной оценки их свойств; классифика-

цию моделей по свойствам, используемому аппарату их синтеза, специфике моделируемого объекта; методы синтеза и исследования моделей;

– умение адекватно ставить задачи исследования и оптимизации сложных объектов на основе математического моделирования; осуществлять формализацию и алгоритмизацию функционирования исследуемой системы; выбирать класс модели и оптимизировать её структуру в зависимости от поставленной задачи, свойств моделируемого объекта и условий проведения эксперимента; выбирать адекватные методы исследования моделей; принимать адекватные решения по результатам исследования моделей.

В пособии рассмотрены подходы к математическому моделированию различных биологических объектов, систем и процессов – от биомеханики слуховой рецепции и механизмов образования речи до процессов распространения эпидемии и популяционной динамики. Изложены основные аспекты моделирования таких систем и математические принципы, положенные в их основу, приведено подробное описание процесса моделирования в каждом случае и объяснены наблюдаемые зависимости. Для закрепления теоретического материала приведены контрольные вопросы по каждой модели.

Учебно-методическое пособие частично базируется на результатах научно-исследовательских работ, выполненных в рамках проекта РФФИ № 23-25-00522, а также Гранта Правительства Российской Федерации № 075-15-2024-621.

1. МОДЕЛЬ ПРОЦЕССА СЛУХОВОЙ РЕЦЕПЦИИ

1.1. Краткое описание объекта моделирования

В качестве объекта моделирования в настоящем пособии выступает орган слуха человека, которым является – ухо. В его строении выделяют три части: наружное, среднее и внутреннее [1]. На рисунке 1 приведено схематичное изображение строения среднего и внутреннего уха человека.

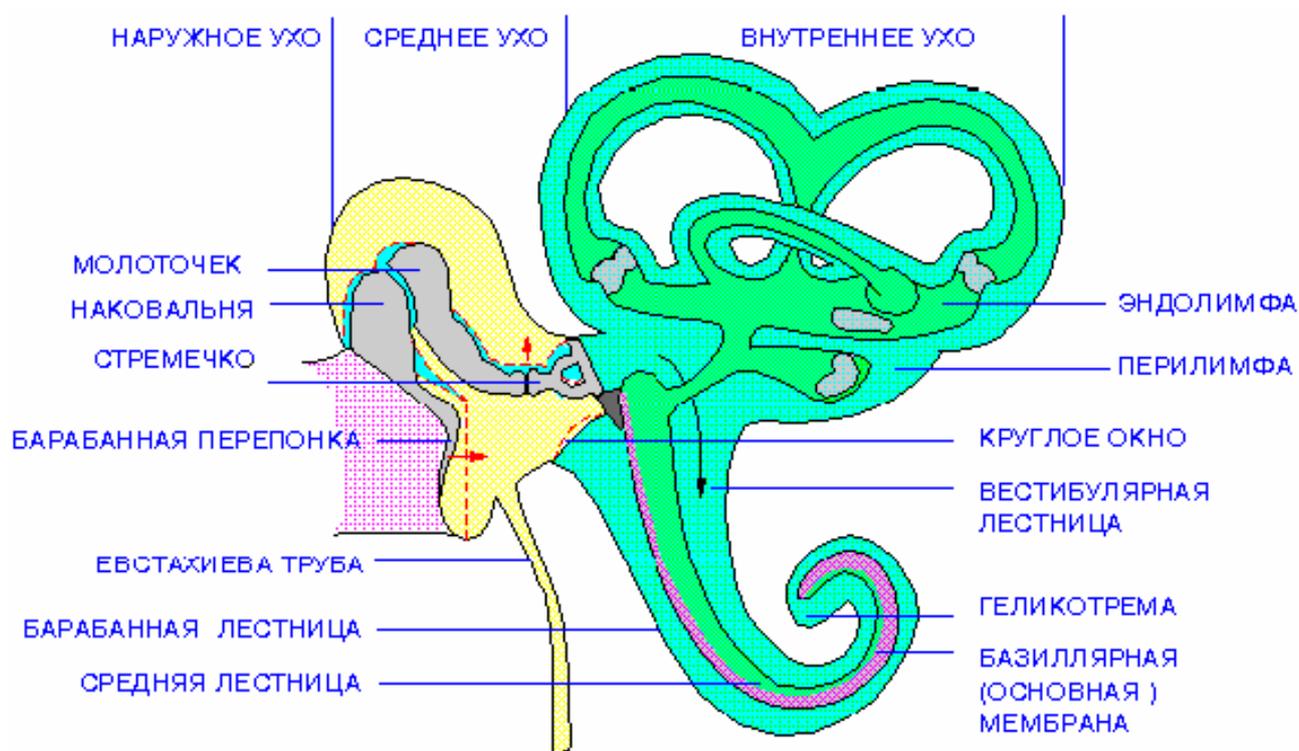


Рисунок 1 – Схема среднего и внутреннего уха человека

Наружное ухо состоит из ушной раковины, переходящей в наружный слуховой проход. Раковина представляет собой хрящевую пластинку, покрытую кожей. Лишь небольшая часть раковины, называемая мочкой, лишена хряща. Наружный слуховой проход довольно широкий, но примерно в середине он значительно сужается и образуется нечто вроде перешейка. Наружной слуховой проход покрыт кожей, которая имеет слабый волосяной покров и сальные (серные) железы. Передняя стенка наружного слухового прохода граничит с суставом нижней челюсти. Снизу к наружному слуховому проходу прилегает околоушная слюнная железа.

За слуховым проходом начинается среднее ухо. Его наружной стенкой является барабанная перепонка, представляющая собой тонкую, но довольно прочную пластинку. За ней располагается барабанная полость – основная часть среднего уха. Внутри этой полости имеются три слуховые косточки: молоточек, наковальня и стремя, связанные как бы в одну цепь. Барабанная полость не является замкнутой, она сообщается с носоглоткой через евстахиеву (слуховую) трубу, которая открывается при глотательных движениях и пропускает воздух из носоглотки в среднее ухо. Стенки полости лежат в непосредственной близости от таких жизненно важных образований, как мозг, крупные сосуды и лицевой нерв.

Внутри от среднего уха располагаются образование спиралевидной формы, напоминающие улитку (орган слуха), и полукружные каналы с двумя мешочками (орган равновесия). Эти органы находятся в плотной кости, имеющей форму пирамиды (часть височной кости). В улитке расположены чувствительные слуховые клетки. Ушная раковина, наружный слуховой проход, барабанная перепонка и слуховые косточки проводят звуковые волны к этим клеткам, вызывая их раздражение. Далее слуховое раздражение, преобразованное в нервное возбуждение, по слуховому нерву, образованному отростками чувствительных слуховых клеток, идет в кору головного мозга, где происходит высший анализ звуков – возникают слуховые ощущения.

Название улитки определяется ее спирально извитой формой. Это костный канал, образующий два с половиной витка спирали и заполненный жидкостью. Внутри, на одной стенке спирального канала по всей его длине расположен костный выступ. Две плоские мембраны идут от этого выступа к противоположной стенке, так что улитка по всей длине делится на три параллельных канала. Два наружных называются лестницей преддверия и барабанной лестницей, они сообщаются между собой у верхушки улитки. Центральный, так называемый спиральный канал улитки, оканчивается слепо, а начало его сообщается с мешочком. Спиральный канал заполнен эндолимфой, лестница преддверия и барабанная лестница – перилимфой. Перилимфа имеет высокую концентрацию ионов натрия, тогда как эндолимфа – высокую концентрацию ионов калия. Важнейшей функцией эндолимфы, которая заряжена положительно по отношению к перилимфе, является создание на разделяющей их мембране электрического потенциала, обеспечивающего энергией процесс усиления входящих звуковых сигналов.

Лестница преддверия начинается в сферической полости – преддверии, лежащем в основании улитки. Один конец лестницы через овальное окно (окно преддверия) соприкасается с внутренней стенкой, заполненной воздухом полости среднего уха. Барабанная лестница сообщается со средним ухом с помощью круглого окна (окна улитки). Жидкость не может проходить через эти окна, так как овальное окно закрыто основанием стремени, а круглое – тонкой мембраной, отделяющей его от среднего уха. Спиральный канал улитки отделяется от барабанной лестницы так называемой основной (базиллярной) мембраной, которая напоминает струнный инструмент в миниатюре. Она содержит ряд параллельных волокон различной длины и толщины, натянутых поперек спирального канала, причем волокна у основания спирального канала короткие и тонкие. Они постепенно удлиняются и утолщаются к концу улитки, как струны арфы. Мембрана покрыта рядами чувствительных, снабженных волосками клеток, составляющих так называемый кортиев орган, который выполняет высокоспециализированную функцию – превращает колебания основной мембраны в нервные импульсы. Волосковые клетки связаны с окончаниями нервных волокон, по выходе из кортиева органа образующих слуховой нерв (улитковую ветвь преддверно-улиткового нерва).

1.2. Описание упрощённой модели строения внутреннего уха и биомеханики слуховой рецепции

Теория слуховой рецепции до настоящего времени полностью не разработана [1]. Одна из первых гипотез была предложена Гельмгольцем, который полагал, что в улитке внутреннего уха существуют струны, которые вступают в резонанс с составляющими акустического спектра воспринимаемого звука. Однако дальнейшие исследования отвергли данную теорию кроме положения о локализации воспринимаемых частот в улитке. Ниже предложено краткое описание одного из возможных биомеханических анализов процессов в улитке внутреннего уха [2].

В описании предположено, что роль наружного слухового прохода в основном заключается в резонансном усилении звуков частотой около 3000 Гц.

Среднее ухо выполняет преимущественно импеданссогласующую роль. При отсутствии среднего уха огромное различие в акустических импедансах воздуха и среды внутреннего уха не позволило бы проникнуть звуковым колебаниям во внутреннее ухо. Кроме того, среднее ухо обладает усиливающей функцией как за счет разности площадей барабанной перепонки и овального окна улитки, так и за счет системы рычагов слуховых косточек. Общий коэффициент усиления по давлению стремечка на овальное окно составляет 26.

Первичный частотный анализ сложной звуковой волны происходит с помощью базилярной пластинки (мембраны) улитки внутреннего уха, что отражено на рисунке 2 [3, 4]. Максимальные амплитуды колебаний соответствуют тем областям пластинки, которые отвечают воспринимаемому частотному спектру звука. Таким образом, базилярная мембрана является первичным частотно-амплитудным преобразователем.

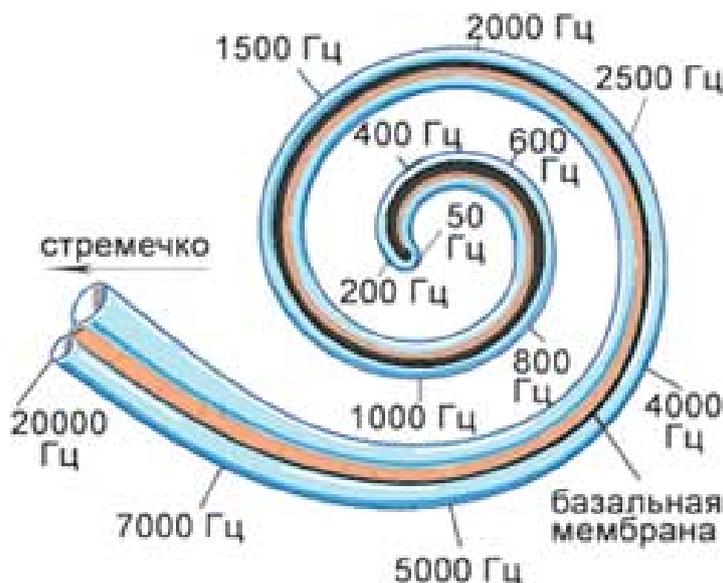


Рисунок 2 – Схема улитки уха с областями базилярной мембраны, возбуждаемой колебаниями различных частот

Более точная селекция звукового спектра связана с работой центральной нервной системы. На базилярной пластинке происходит сложение двух стоячих волн: волны, возникающей в пространстве барабанной лестницы (рисунок 3), и волны, возникающей в пространстве улиткового протока.

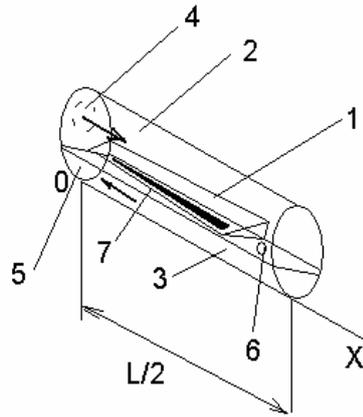


Рисунок 3 – Схема внутреннего уха человека (улитка условно развернута):

- 1 – улитковый проток; 2 – вестибулярная лестница;
 3 – барабанная лестница;
 4 – овальное окно; 5 – круглое окно;
 6 – геликотрема; 7 – базилярная мембрана

Уравнение стоячей волны, возникающей в пространстве l улиткового протока, имеет вид:

$$S1 = 2A \cos \frac{\omega X}{V} \sin \omega t, \quad (1.1)$$

где $S1$ – смещение в стоячей волне;

A – амплитуда колебаний в волне;

ω – частота волны;

V – скорость звуковой волны в эндолимфе;

X – координата, отсчитываемая от овального окна 4;

t – время.

Уравнение стоячей волны, возникающей в пространстве барабанной лестницы 2-3, имеет вид:

$$S2 = 2A \cos \frac{\omega(l - X)}{V1} \sin \omega t, \quad (1.2)$$

где $S2$ – смещение в стоячей волне;

l – общая длина вестибулярной и барабанной лестниц, которая примерно в два раза больше длины улиткового протока;

$(l - X)$ – координата, отсчитываемая от круглого окна 5;

$V1$ – скорость звуковой волны в перилимфе.

Эти две волны различаются, во-первых, скоростными характеристиками, так как плотности перилимфы и эндолимфы различные, во-вторых, длиной каналов, в которых возникают автоволны.

Сложение стоячих волн происходит на базилярной мембране 7, и в соответствии с принципом суперпозиции суммарное смещение S равно:

$$S = S_1 + S_2 = 2A \left(\cos \frac{\omega X}{V} + \cos \frac{\omega(l-X)}{V_1} \right) \sin \omega t. \quad (1.3)$$

В процессе моделирования можно заметить, что при сложении стоячих волн возникает уединенный максимум, положение которого по длине базилярной пластинки и острота зависят от частоты воспринимаемого звука. Зависимость смещения от координаты X можно построить, используя следующую формулу:

$$B(X) = 2A \left(\cos \frac{\omega X}{V} + \cos \frac{\omega(l-X)}{V_1} \right). \quad (1.4)$$

В расчетах следует использовать следующие параметры: скорость звука в эндолимфе $V = 1400$ м/с, в перилимфе $V_1 = 1700$ м/с, частоту следует задавать в размерности циклической частоты $\omega = 2\pi\nu$ с⁻¹, длина вестибулярной и барабанной лестниц в первом приближении принимается одинаковой $l = 0,07$ м. Правильность расчетов в лабораторной работе следует контролировать по сдвигу максимума смещения в область геликотремы b при уменьшении частоты звука.

Существует возможность расчёта зависимости положения максимума смещения на данной частоте $\nu = \omega/2\pi$ от длины улитки. Расчёт следует проводить с использованием условия возникновения максимума колебаний $\frac{\partial B(X)}{\partial X} = 0$ (производную легко определить в MathCAD с помощью символьного процессора).

1.3. Порядок выполнения моделирования

1. По приведённому выше описанию математической модели сформировать в среде MathCAD рабочий документ, содержащий:

- 1) необходимые начальные данные и параметры модели колебательного процесса на базилярной мембране;
- 2) непосредственно «ядро» модели (набор формул и взаимосвязей между ними);
- 3) числовой и графический вывод результатов моделирования.

2. Построить для значений $X = 0$, $X = 0,25$, $X = 0,5$, $X = l$, для изменения времени t от 0 до 1 мс с шагом 10 мкс и амплитуды

$A = 100$ мкм зависимости $S_1(t)/A$, $S_2(t)/A$, $S(t)/A$. Исходные данные ввести в соответствии со следующим примером:

$$l := 0.07$$

$$\nu := 3000$$

$$\omega := 2 \cdot \pi \cdot \nu \quad \omega = 1.885 \cdot 10^4$$

$$V := 1400 \quad VI := 1700$$

$$A := 0.1 \cdot 10^{-3}$$

$$t := 0, 0.000001.. 0.001 \quad X := \frac{l}{2} \quad X := 0, 1 \cdot 10^{-6} .. l$$

Результат представить в виде графика. Пример полученной зависимости представлен на рисунке 4.

3. Исследовать путем численного моделирования зависимость смещения максимума колебаний базилярной мембраны по её длине $V(X)$ (для частот 100 Гц, 3 кГц, 6 кГц, 10 кГц, 14 кГц, 20 кГц). Результаты расчетов представить в виде таблиц и диаграмм. Пример выполнения данного этапа для одного значения частоты представлен на рисунке 5.

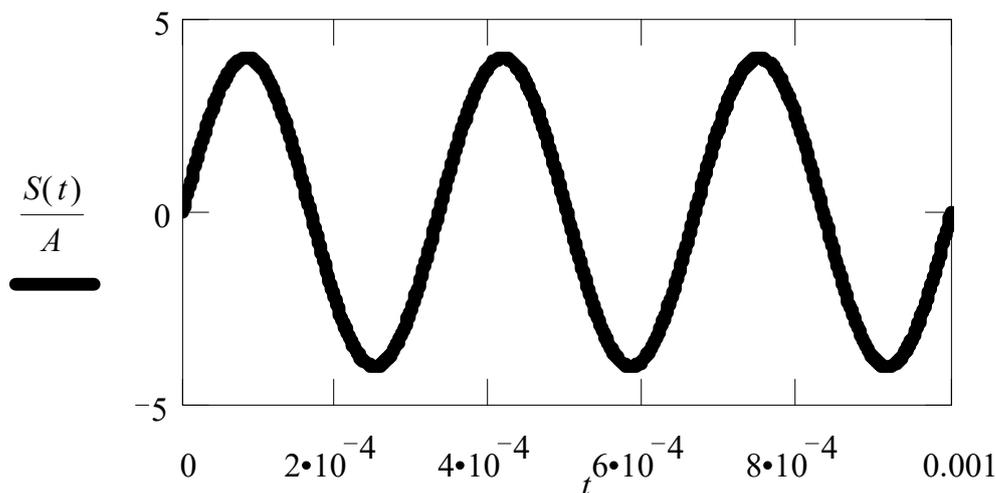


Рисунок 4 – Пример полученной при выполнении моделирования графической зависимости

4. Построить на одной диаграмме зависимость смещения максимума колебаний базилярной мембраны по её длине $V(X)$ от значения координаты X для всего диапазона частот. Результаты расчетов представить в соответствии с примером на рисунках 5 и 6.

$$l = 0.07$$

$$v = 3000$$

$$\omega = 2 \cdot \pi \cdot v \quad \omega = 1.885 \cdot 10^4$$

$$V = 1400 \quad V l = 1700$$

$$A = 0.1 \cdot 10^{-3}$$

$$X = 0,00001..1$$

$$B(X) = 2 \cdot A \cdot \left[\cos\left(\frac{\omega \cdot X^3}{V}\right) + \cos\left[\frac{\omega \cdot (l - X)}{V l}\right] \right]$$

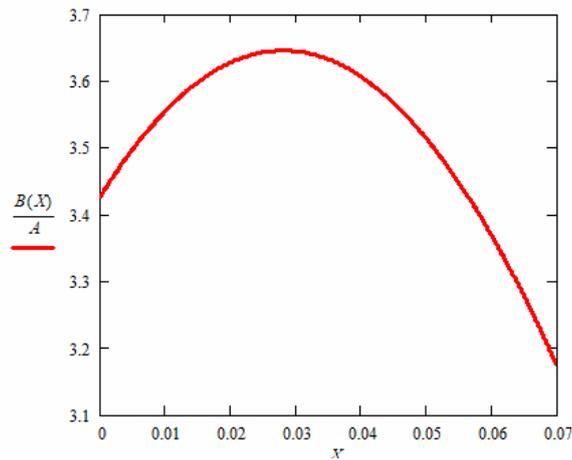
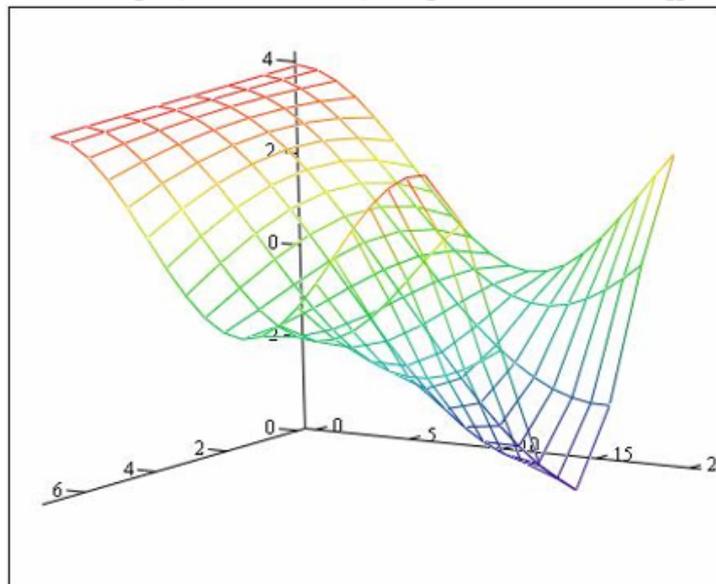


Рисунок 5 – Пример исполнения численного Моделирования: зависимость смещения максимума колебаний базилярной мембраны по её длине

$$v := 0..20 \quad X := 0..7$$

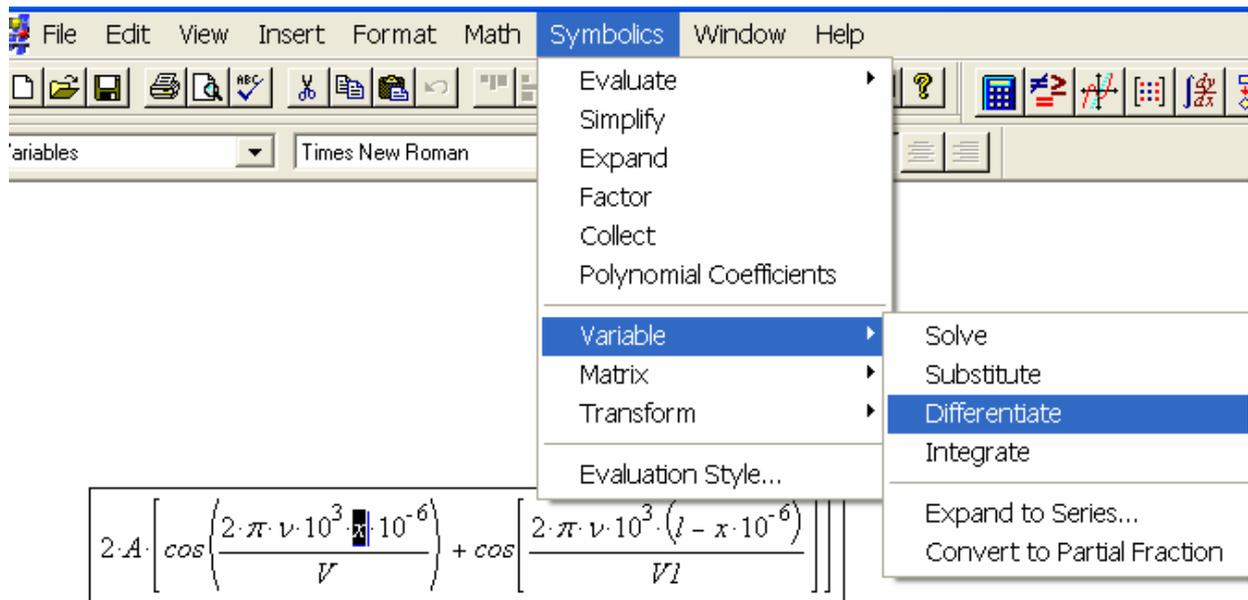
$$M_{X,v} := 2 \cdot A \cdot \left[\cos\left(\frac{2 \cdot \pi \cdot v \cdot 10^3 X \cdot 10^{-2}}{V}\right) + \cos\left[\frac{2 \cdot \pi \cdot v \cdot 10^3 \cdot (1 - X \cdot 10^{-2})}{V l}\right] \right]$$



$\frac{M}{A}$

Рисунок 6 – Пример исследования зависимости максимума колебания от величины X для разных значений частоты колебаний

6. Рассчитать зависимость положения максимума смещения на данной частоте $\nu = \omega/2\pi$ от длины улитки. Расчёт проводится с использованием условия возникновения максимума колебаний $\frac{\partial B(X)}{\partial X} = 0$. Производную следует определять с помощью символического процессора MathCAD в соответствии с примером, приведённым на рисунке 7.



$$2 \cdot A \cdot \left[\frac{-1}{500} \cdot \sin\left(\frac{1}{500} \cdot \pi \cdot \nu \cdot \frac{x}{V}\right) \cdot \pi \cdot \frac{\nu}{V} + \frac{1}{500} \cdot \sin\left[2000 \cdot \pi \cdot \nu \cdot \frac{\left(l - \frac{1}{1000000} \cdot x\right)}{V}\right] \cdot \pi \cdot \frac{\nu}{V} \right]$$

Рисунок 7 – Определение производной функции $B(X)$

Найти все значения переменной X , при которых выполнится равенство $\frac{\partial B(X)}{\partial X} = 0$ можно с помощью встроенной в MathCAD функции **root**. Пример применения этой функции для данной задачи представлен на рисунке 8.

Так как используется только положительная область X , то в расчёте или в процессе построения диаграммы следует ограничить значения $X = f_\nu$ в области $[0, l/2]$ (пример выполнения представлен на рисунках 8 и 9).

$l := 0.07$ $v := 1..20$
 $X := 0$ $V := 1400$ $V1 := 1700$

$$f_v := \text{root} \left[2 \cdot A \cdot \left[-2 \cdot \sin \left(2 \cdot \pi \cdot v \cdot 10^3 \cdot \frac{X}{V} \right) \cdot \pi \cdot \frac{v \cdot 10^3}{V} + 2 \cdot \sin \left[2 \cdot \pi \cdot v \cdot 10^3 \cdot \frac{(1-X)}{V1} \right] \cdot \pi \cdot \frac{v \cdot 10^3}{V1} \right], X \right]$$

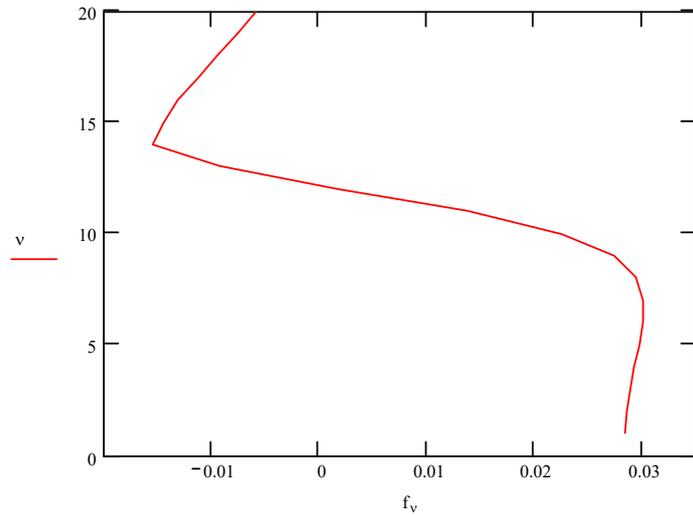


Рисунок 8 – Использование функции *root* для нахождения X , при которой верно равенство $\frac{\partial B(X)}{\partial X} = 0$

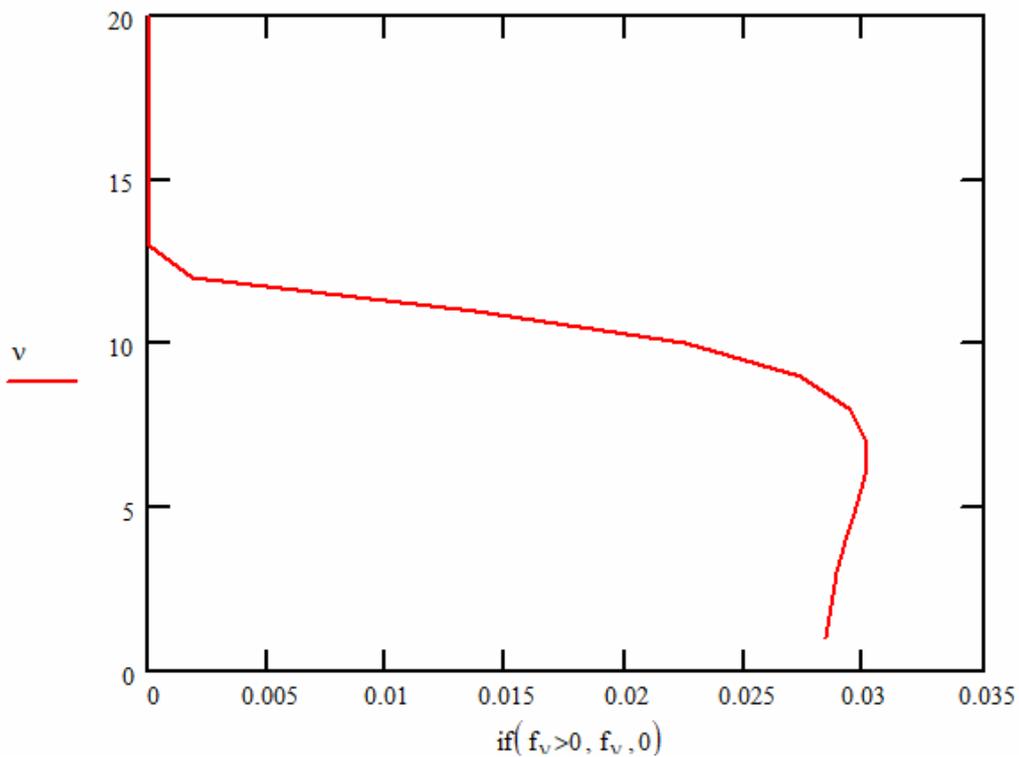


Рисунок 9 – Ограничение X

7. Отчет по работе должен содержать краткие ответы на контрольные вопросы, листинг рабочего документа MathCAD, результаты численного эксперимента (таблицы, диаграммы) по каждому из этапов экспериментальной части, выводы.

Контрольные вопросы

1. Кратко опишите анатомию органов слуха человека.
2. Опишите строение внутреннего уха человека.
3. Укажите основные положения математической модели биомеханики слуховой рецепции.
4. Кратко опишите операторы MathCAD, которые вы будете использовать в процессе моделирования биомеханики слуховой рецепции.

2. МОДЕЛЬ ОБРАЗОВАНИЯ РЕЧЕВОГО СИГНАЛА

2.1. Краткое описание механизмов речеобразования

Акустический речевой сигнал возникает в результате сложных координированных движений, происходящих в ряде органов, вся совокупность которых и называется речевым аппаратом. Схематично речевой аппарат человека представлен на рисунке 10.

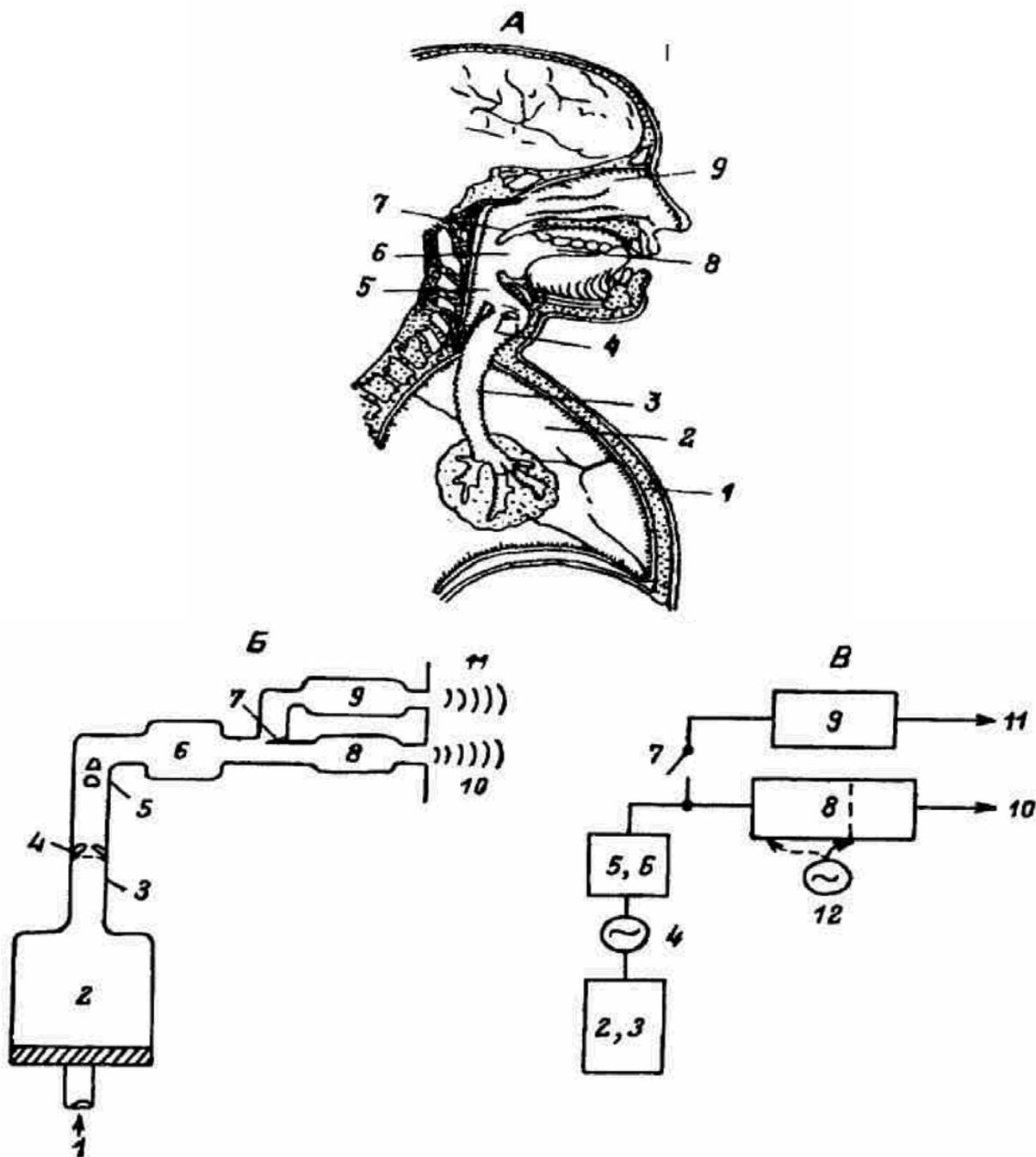


Рисунок 10 – Схема речеобразующего аппарата:
а – анатомическое изображение; б – функциональные элементы;
в – эквивалентная блок-схема

На рисунке 10, *а* представлены: 1 – грудная клетка; 2 – лёгкие; 3 – трахея; 4 – голосовые связки; 5 – гортанная трубка; 6 – полость глотки; 7 – нёбная занавеска; 8 – полость рта; 9 – полость носа.

На рисунке 10, *б* представлены: 1 – сила дыхательных мышц; 2 – объём легких; 3 – трахея; 4 – голосовые связки; 5 – гортанная трубка; 6 – полость глотки; 7 – нёбная занавеска; 8 – полость рта; 9 – полость носа; 10 – излучение из ротового отверстия; 11 – излучение из носовых отверстий.

На рисунке 10, *в* представлены: 2, 3 – ёмкость легких и трахеи; 4 – голосовой источник колебаний; 5, 6 – ёмкость гортани и глотки; 7 – механизм нёбной занавески, 8 – ёмкость полости рта; 9 – ёмкость полостей носа; 10 – выходной сигнал ротового тракта; 11 – выходной сигнал носового тракта; 12 – шумовой источник.

Лёгкие со всей дыхательной мускулатурой обеспечивают развитие давлений и возникновение воздушных потоков в речевом тракте. Последний (рисунки 10, *б* и 10, *в*) представляется гортанью и рядом воздушных полостей, конфигурация которых существенно изменяется в процессе речеобразования. Ведущую роль играют движения нёбной занавески, языка, губ и нижней челюсти. Механизмы возбуждения акустических колебаний связаны либо с работой гортани, либо с возникновением шумных или импульсных звуков при прохождении воздушного потока через сужения, образующиеся в определенных местах речевого тракта. Возбужденные акустические колебания подвергаются частотной фильтрации в воздушных полостях речевого тракта, действующих как акустические частотные фильтры. Конфигурация и объемы этих полостей в процессе речеобразования определенным образом изменяются. Соответственно этому изменяется и спектр исходных звуковых колебаний, создаваемых акустическими источниками [5].

Образование воздушных потоков, работа механизма гортани, все движения органов, образующих речевой тракт («артикуляторов»), происходят закономерно и координировано. Благодаря этой динамически слаженной деятельности и возникают сигналы связной речи.

2.2. Основные свойства речевых сигналов

Чтобы служить практическим средством передачи информации, язык должен описываться с помощью конечного числа различных и исключаящих друг друга звуков. Это означает, что язык должен

описываться основными лингвистическими единицами, обладающими тем свойством, что, если во фразе заменить одну единицу другой, значение фразы изменится. При акустической реализации основная единица может быть подвержена существенным видоизменениям. Подобные видоизменения при восприятии человеком, знающим язык, соотносятся в его сознании с одним и там же лингвистическим элементом. Эти основные лингвистические элементы называются фонемами, а их часто разнообразные, различимые варианты – аллофонами. В каждом языке имеется присущее ему множество фонем, обычно от 30 до 50-ти.

Спектры гласных звуков представляют собой (в первом приближении) периодическую последовательность спектральных пиков. Период следования этих пиков называют частотой основного тона. Выраженные всплески уровня «оггибающей» спектральных пиков именуют формантами (рисунок 11).

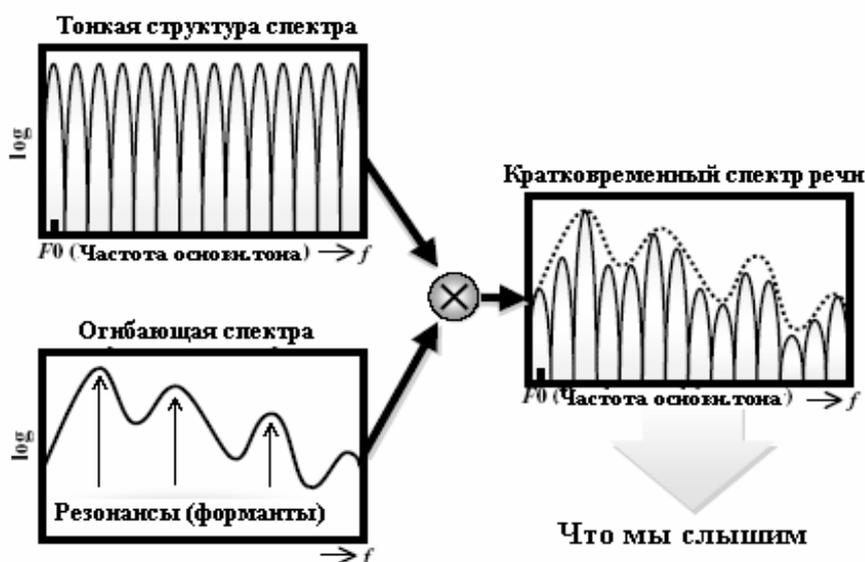


Рисунок 11 – Вид спектра гласного звука

Полезная информация о гласном звуке речи содержится в описании соответствующих формант. Каждую форманту принято описывать ее граничными частотами. В русском языке достаточно ограничиться одной-двумя формантами, чтобы достигнуть приемлемой разборчивости речи [6].

Спектры согласных звуков либо полностью сплошные, то есть совсем не содержат дискретных компонентов, либо сплошные в отдельных полосах частот. Эти спектры также содержат локальные всплески. Некоторые из них являются формантами, некоторые – нет.

Чтобы решить, какие всплески уровня спектра являются формантами, следует помнить, что физическая природа формант – явление резонанса в полостях глотки и носоглотки. В отдельных звуках можно заметить до шести спектральных подъемов. К формантам относятся только те, которые обусловлены явлением резонанса в речевом аппарате человека. Часть формант (как указывалось – одна-две в русском языке) обеспечивают разборчивость речи, другая часть обеспечивает индивидуальность голоса диктора, что может быть использовано в задачах распознавания голоса (идентификации) диктора [7].

Форманты звуков речи расположены в области частот от 200 до 8600 Гц. Однако подавляющая часть формант звуков речи находится в пределах от 300 до 3000 Гц, поэтому такую полосу обычно считают достаточной для хорошей разборчивости речи.

Спектральные различия между звуками речи являются главными, хотя и не единственными. Например, при распознавании согласных звуков важны и временные характеристики.

Формантные частоты зависят от конфигурации и размеров голосового тракта: произвольная форма тракта может быть описана набором формантных частот. Различные звуки образуются путем изменения формы голосового тракта. Таким образом, спектральные свойства речевого сигнала изменяются во времени в соответствии с изменением формы голосового тракта.

Система речеобразования описывается набором резонансов (формант), которые определяются в первую очередь функцией площади поперечного сечения голосового тракта. Например, у фонемы «и» первая форманта лежит в низкочастотной области спектра, приблизительно в районе 200 – 300 Гц, а вторая и третья уже за пределами 2000 Гц. А у фонемы «у» первая и вторая форманты лежат в диапазоне до 600 Гц, а остальные расположены за пределами 2000 Гц, их энергия незначительна.

Передаточная функция речевого тракта не имеет нулей, а имеет полюса, следовательно, амплитуда форманты связана с ее шириной и расположением окружающих ее формант. Амплитуда и ширина – это функции друг друга. Это означает, что, зная амплитуду, можно однозначно определить ширину и наоборот. У разных дикторов ширина основных формант сильно варьируются, но, тем не менее, находятся в определенных границах. Некоторый сдвиг резонансных частот (формант) возникает за счет потерь:

а) ширина низкочастотных формантных областей (первой и второй) зависит от потерь на стенках голосового тракта;

б) ширина высокочастотных формантных областей зависит в первую очередь от потерь на вязкое трение, теплопроводность и излучение.

На рисунке 12 представлен спектр фонемы «и» одного из дикторов. Можно заметить, что первая форманта лежит в районе 230 – 250 Гц, вторая и третья – 2300 – 3000 Гц, а четвертая – 3900 Гц.

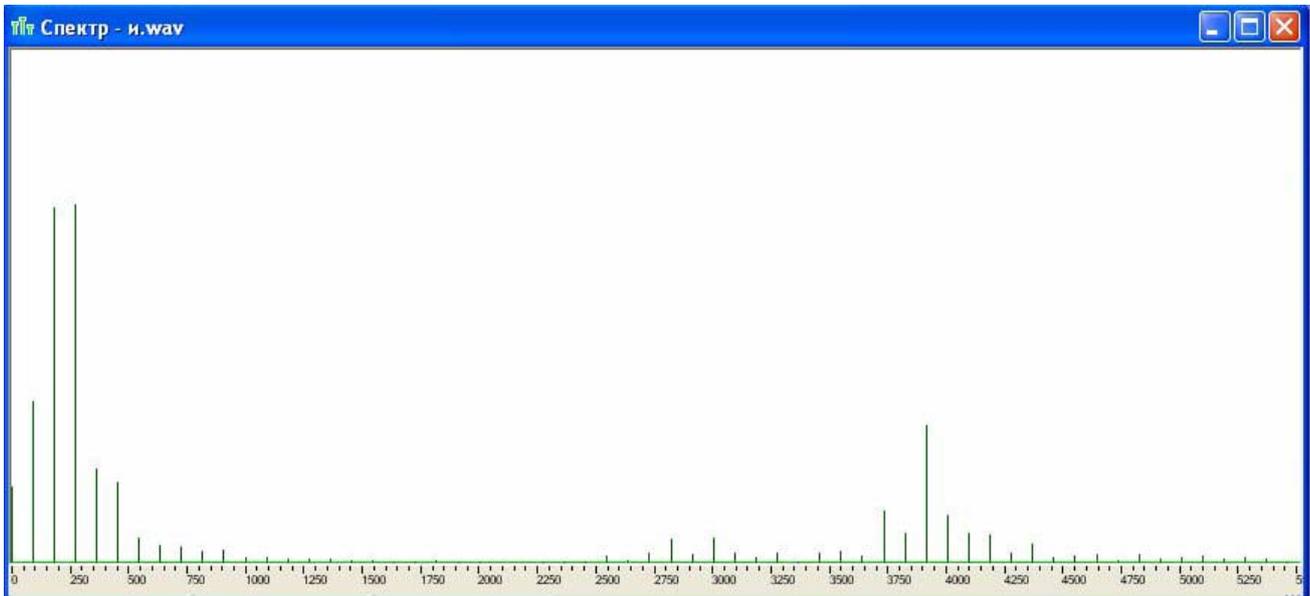


Рисунок 12 – Спектр фонемы «и»

Как видно, энергия в низко- и высокочастотной области спектра довольно существенная.

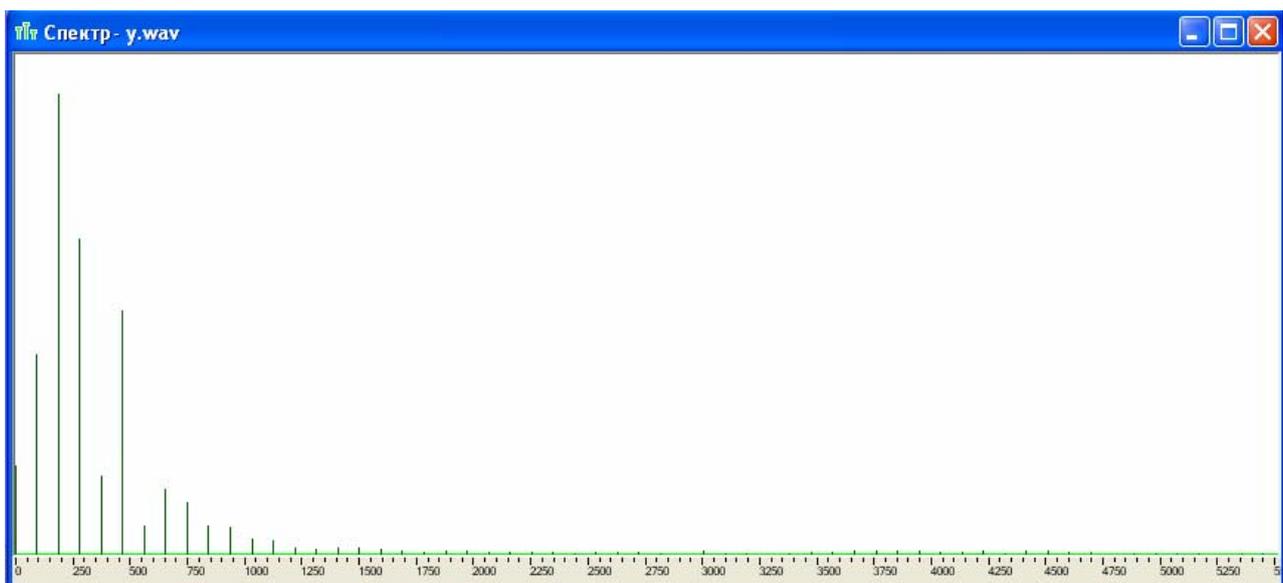


Рисунок 13 – Спектр фонемы «у»

А у фонемы «у» первая форманта лежит примерно в области 230 Гц, вторая – 600 Гц, третья теоретически должны быть в пределах 2400 Гц, а четвертая – 3900 Гц. Но, как видно (см. рисунок 13), энергия третьей и четвертой формант очень незначительна, то есть амплитуда спектра в низкочастотной области спектра довольно сильно преобладает над амплитудой в высокочастотной области спектра [6].

2.3. Описание акустической модели речевого аппарата

При акустическом моделировании каждый участок речевого аппарата (полость, сужение) представляется в виде секции, параметры в которой можно считать распределёнными равномерно. Акустические параметры полостей речевого аппарата неравномерно распределены вдоль его оси.

На рисунке 14, а изображён схематический разрез речевого аппарата при произнесении диктором гласных (и, о, у). Хотя конфигурация полостей речевого аппарата отличается сложной формой, в речевом аппарате можно выделить ротовую, глоточную и носовую полости. При образовании русских гласных проход из полости глотки в носовую полость закрыт нёбной занавеской. Полости рта и глотки разделены сужением, образуемым спинкой языка и нёбом. Второе сужение образуется с участием губ и двух рядов зубов.

Введем ряд упрощений, которые с некоторым приближением позволяют получить достаточно наглядное описание процессов, происходящих в РА. По измерениям, проведённым академиком В.Н. Сорокиным, площадь голосовой щели во время фонации не превышает $0,2 - 0,4 \text{ см}^2$; площадь же поперечного сечения глотки имеет величину в 10 – 20 раз большую. Поэтому голосовую щель можно рассматривать как источник с большим внутренним сопротивлением, т.е. как источник объемной скорости.

Точно так же можно пренебречь упругостью стенок полостей. В результате получим акустическую модель речевого аппарата, изображенную на рисунке 14, б (голосовые связки изображены в виде поршня).

Секция $S1$ представляет собой полость гортани, секция $S2$ – область сжатия, образуемую спинкой языка, секция $S3$ – ротовую полость и секция $S4$ – область сжатия, образуемую ротовым отверстием. Звуковая энергия, излучаемая из ротового отверстия, отражается от лица говорящего, т.е. лицо как бы является отражательной доской.

Речевой аппарат имеет следующие среднестатистические размеры: длина вдоль его оси от голосовой щели до ротового отверстия равна 17,5 см, площадь поперечного сечения полостей – не более $5 - 15 \text{ см}^2$.

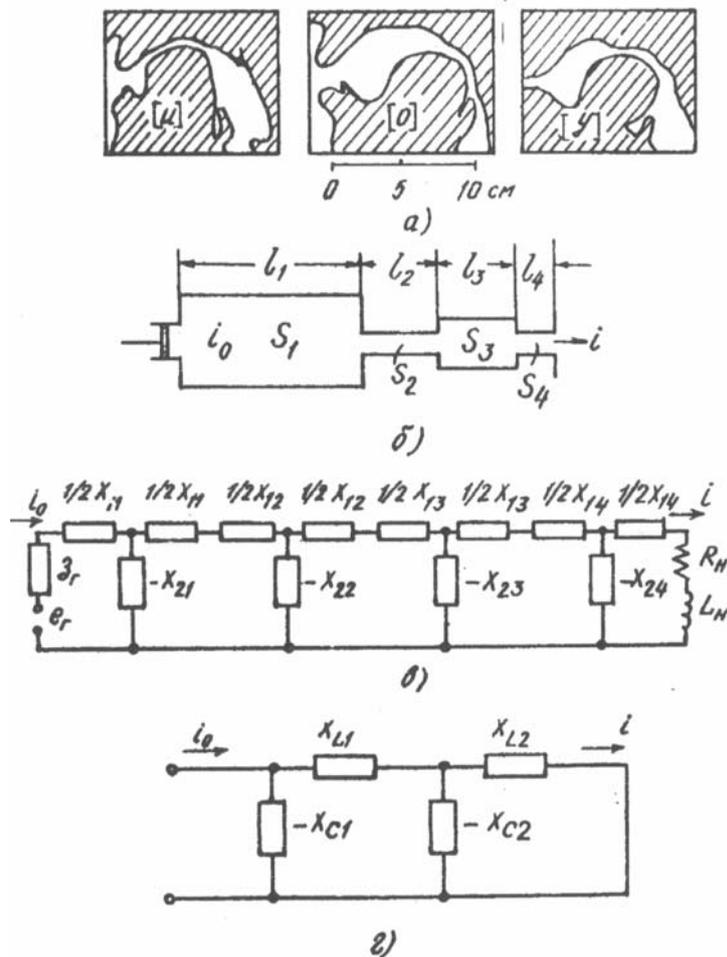


Рисунок 14 – Акустическая модель речевого аппарата:

a – продольное сечение речевого аппарата; *б* – акустическая модель; *в* – эквивалентная электрическая схема; *г* – упрощённая эквивалентная схема

При таких размерах распространение звуковых волн вдоль оси речевого аппарата не зависит от изгибов формы. Для сигнала с частотой, ниже некоторой граничной f_0 в речевом аппарате, выполняется условие распространения плоских волн. Для полого цилиндра диаметром $2R$:

$$f_0 = 1.17 \cdot \frac{c}{R}, \quad (2.1)$$

где $c = 3,53 \cdot 10^2 \text{ м/с}$ – скорость распространения звука при $t = 37 \text{ }^\circ\text{C}$. При $f_0 = 6 \text{ кГц}$, $2R = 2 \cdot 1,17 \cdot 3,53 \cdot 10^2 \cdot 10^2 / (6 \cdot 10^3) = 6,8 \text{ см}$, то есть больше поперечного размера речевого аппарата в любой его точке.

При длине волны $\lambda = c / f_0$, значительно превышающей длину речевого аппарата ($f \approx 1000$ Гц), допустима замена распределенных параметров на сосредоточенные.

Составим электрический аналог акустической модели. Путем замены каждой полости Т-образной эквивалентной схемой получим схему, изображенную на рисунке 14, в. Генератор e_2 является аналогом голосовой щели и представляет собой источник тока i_0 с внутренним сопротивлением z_r . Ток i , проходящий через активное R_H и индуктивное L_H сопротивления, представляют собой аналог объемной скорости в ротовом отверстии. Величины R_H и L_H представляют собой сопротивление излучения и массу воздуха в ротовом отверстии.

Последние определяются по формулам:

$$R_H = \frac{\rho \cdot \omega^2}{2 \cdot \pi \cdot c}; \quad L_H = \frac{8 \cdot \rho}{3 \cdot \pi^2 \cdot r}; \quad (2.2)$$

где $\rho = 1,14$ кг/м³ – плотность воздуха;

r – радиус кругового отверстия, равного площади ротового отверстия.

Г. Фант [5] рассматривал голову как отражающую доску, имеющую радиус 9 см, в центре которой действует поршневая диафрагма. Действие отражающей доски учитывается коэффициентом $K_S(\omega)$ входящим в формулу для сопротивления излучения. На низких частотах $K_S(\omega) = 1$, на частотах около 2 кГц $K_S(\omega) = 1,7$, а на более высоких частотах коэффициент $K_S(\omega)$ опять уменьшается. В формулах выше коэффициент $K_S(\omega) = 2$, что соответствует отражению от бесконечно большой доски.

Введем в схему рисунка 14, в следующие упрощения: пусть x_{11} соединен последовательно с большим внутренним сопротивлением генератора z_2 и им можно пренебречь. Сопротивления упругости x_{22} и x_{24} представляют, соответственно, небольшие области сжатия в ротовой полости между спинкой языка и нёбом и в ротовом отверстии. Их величина велика и поэтому ими также можно пренебречь. Итак, с принятыми упрощениями схема, приобретает вид, изображенный на рисунке 14, з.

С учетом формул для вычисления R_H и L_H :

$$x_{c1} = x_{21} = \frac{\rho \cdot c}{S_1 \cdot \sin\left(\frac{\omega \cdot l_1}{c}\right)}, \quad (2.3)$$

$$x_{C2} = x_{23} = \frac{\rho \cdot c}{S_3 \cdot \sin\left(\frac{\omega \cdot l_3}{c}\right)}; \quad (2.4)$$

$$x_{L1} = \frac{1}{2} \cdot x_{11} + x_{12} + \frac{1}{2} \cdot x_{13} = \frac{\rho \cdot c}{S_1} \cdot \tan\left(\frac{\omega \cdot l_1}{2 \cdot c}\right) + \frac{2 \cdot \rho \cdot c}{S_2} \cdot \tan\left(\frac{\omega \cdot l_2}{2 \cdot c}\right) + \frac{\rho \cdot c}{S_3} \cdot \tan\left(\frac{\omega \cdot l_3}{2 \cdot c}\right); \quad (2.5)$$

$$x_{L2} = \frac{1}{2} \cdot x_{13} + x_{14} + x_i = \frac{\rho \cdot c}{S_3} \cdot \tan\left(\frac{\omega \cdot l_3}{2 \cdot c}\right) + \frac{2 \cdot \rho \cdot c}{S_4} \cdot \tan\left(\frac{\omega \cdot l_4}{2 \cdot c}\right) + \frac{8 \cdot \rho \cdot c}{3 \cdot \pi^2 \cdot r}. \quad (2.6)$$

Соотношение объемных скоростей на выходе и входе речевого аппарата:

$$\frac{i}{i_0} = \frac{x_{C1}/x_{C2}}{(x_{L1} - x_{C1}) \cdot \left(\frac{1}{x_{C2}} - \frac{1}{x_{L2}}\right) - 1}. \quad (2.7)$$

Поскольку потери R и G в формантной модели не учитываются, то на резонансных частотах $i/i_0 \rightarrow \infty$ при условии, что $x_{L2} \neq 0$. Таким образом, для нахождения резонансных частот (формант) в модели необходимо решить уравнение:

$$(x_{L1} - x_{C1}) \cdot \left(\frac{1}{x_{C2}} - \frac{1}{x_{L2}}\right) - 1 = 0. \quad (2.8)$$

Общие исходные данные для расчётов:

$\rho = 1,165 \text{ кг/м}^3$ – плотность воздуха при $t = 30 \text{ }^\circ\text{C}$;

$c = 3,53 \cdot 10^2 \text{ м/с}$ – скорость распространения звука при $t = 37 \text{ }^\circ\text{C}$;

$r = 0,0056 \text{ м}$ – радиус кругового отверстия, равного площади ротового отверстия.

Исходные данные для расчёта модели фонемы «и»:

$S_1 = 3,14 \cdot 10^{-4} \text{ м}^2$ – полость гортани;

$l_1 = 0,115 \text{ м}$ – длина полости гортани;

$S_2 = 0,196 \cdot 10^{-4} \text{ м}^2$ – область сжатия, образуемая спинкой языка;

$l_2 = 0,04 \text{ м}$ – длина области сжатия;

$S_3 = 4,9 \cdot 10^{-4} \text{ м}^2$ – ротовая полость;

$l_3 = 0,015 \text{ м}$ – длина ротовой полости;

$S_4 = 0,785 \cdot 10^{-4} \text{ м}^2$ – область сжатия, образуемая ротовым отверстием;

$l_4 = 0,005 \text{ м}$ – длина области сжатия.

Исходные данные для расчёта модели фонемы «у»:

$S_1 = 7,06 \cdot 10^{-4} \text{ м}^2$ – полость гортани;

- $l_1 = 0,114$ м – длина полости гортани;
- $S_2 = 0,441 \cdot 10^{-4}$ м² – область сжатия, образуемая спинкой языка;
- $l_2 = 0,03$ м – длина области сжатия;
- $S_3 = 12,56 \cdot 10^{-4}$ м² – ротовая полость;
- $l_3 = 0,02$ м – длина ротовой полости;
- $S_4 = 0,196 \cdot 10^{-4}$ м² – область сжатия, образуемая ротовым отверстием;
- $l_4 = 0,01$ м – длина области сжатия.

2.4. Порядок выполнения моделирования

1. Составить формулу для расчета частотного отклика (зависимость полного сопротивления схемы z от частоты f) речевого тракта с использованием рисунка 14, z для упрощенной электрической эквивалентной схемы.

2. Подставить значения сопротивлений R_H и L_H в полученную формулу и рассчитать полное сопротивление схемы z в частотном диапазоне речевого сигнала 70 – 7000 Гц для моделей фонем «и» и «у» (см. исходные данные для расчётов). Результаты расчётов представить в виде отдельных графиков $z(f)$ с отмеченными значениями резонансных частот (функция Trace) для каждой фонемы.

3. Рассчитать резонансные частоты для моделей фонем «и» и «у», используя уравнение (2.8) и исходные данные для расчётов.

4. Сравнить результаты, полученные в п. 2 и п. 3. Сделать соответствующие выводы.

5. Соотнести полученные расчётные значения (пп. 2, 3) для исследуемых фонем с известными среднестатистическими и пояснить, что может влиять на их различие.

6. Отчет по лабораторной работе должен содержать ответы на контрольные вопросы, листинг рабочего документа MathCAD (полученная формула полного сопротивления схемы (частотный отклик речевого тракта), график зависимости полного сопротивления схемы от частоты с отмеченными значениями резонансных частот, результаты расчёта уравнения (2.8)); анализ полученных данных (п. 4) и общие выводы по работе.

Контрольные вопросы

1. Укажите кратко механизмы речеобразования у человека.

2. Укажите основные свойства речевых сигналов.
3. Опишите основные положения акустической модели речевого аппарата.
4. Укажите и обоснуйте, к какому типу моделей относится рассматриваемая акустическая модель речевого аппарата согласно классификации типов моделей в биофизике (физические, математические, аналоговые).

3. МОДЕЛИРОВАНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЭПИДЕМИИ

3.1. Математическая теория распространения эпидемий

В зависимости от целей использования, математические модели распространения инфекций принято делить на следующие три категории [8, 9]:

1) модели, предназначенные для выявления в режиме реального времени вспышек эпидемий по имеющимся данным;

2) модели, основанные на применении методов машинного обучения для прогнозирования развития эпидемий и процесса распространения инфекции;

3) модели, предназначенные для анализа и прогноза перспектив распространения эпидемии при применении различных противоэпидемических мер.

Для решения задач выявления вспышек эпидемий в режиме реального времени используются статистические модели, которые по текущим данным об исследуемой инфекции (количество обращений за медицинской помощью, число госпитализаций, смертность и т. д.) идентифицируют распространение инфекции и констатируют факт начала эпидемии.

К данной категории относятся модели, которые не описывают саму динамику распространения эпидемии, но используются для статистического анализа наблюдаемых характеристик инфицирования, поэтому их нельзя отнести к моделям распространения эпидемий в чистом виде.

Таким образом, область применения таких моделей ограничивается констатацией начала факта эпидемии, но не включает анализ влияния противоэпидемических мер и предсказание характера распространения инфекции.

Модели второй группы получили в последние годы широкое распространение в связи с растущей популярностью методов машинного обучения. Для анализа и прогнозирования характеристик эпидемии всё чаще применяются модели, основанные на алгоритмах машинного обучения, использующие данные поисковых запросов и постов в социальных сетях с определением местоположения [10].

К очевидным преимуществам данного подхода можно отнести отсутствие временной задержки между началом проявления первых

симптомов у заболевших и определением диагноза при обращении в медицинские учреждения. Однако многие достаточно сложные для описания предметной области модели машинного обучения являются нелинейными и сложно интерпретируются. По этой причине затрудняется возможность анализа результатов противоэпидемических мер, поскольку невозможно их включение в модель в явном виде.

Модели второй категории хорошо подходят для задач, связанных с фиксацией момента начала эпидемии и прогнозирования характеристик её распространения на начальных этапах. На более поздних этапах распространения эпидемии качество прогноза моделей второго типа снижается в силу влияния, оказываемого специфическими противоэпидемическими мерами, предпринимаемыми государством, и различиями в состояниях иммунитета населения в настоящий момент и в момент получения данных для обучающей выборки модели.

Модели третьей категории получили название «компарментных» моделей, так как в их построении выделяют отдельные пространства состояний (компарменты) и специфические правила перехода между ними. Модели данного класса могут быть использованы для предсказания динамики распространения вирусных инфекций и анализа эффективности применяемых противоэпидемических мер.

Количество и вид состояний (компарментов), как правило, могут различаться, в простейшем случае используются состояния: восприимчивый, инфицированный, выздоровевший (классическая SIR-модель [11], названная по первым буквам состояний: S – susceptible, I – infected, R – Recovered), предложенные шотландскими эпидемиологами Кермаком и Маккендриком в 1920-х годах.

Принципиальная схема работы SIR-модели приведена на рисунке 15.

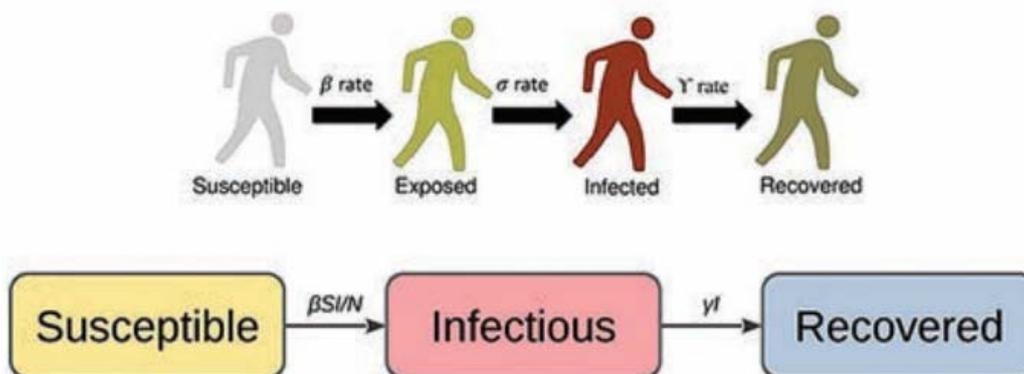


Рисунок 15 – Модель распространения эпидемии SIR [9]

Недостатком таких простых моделей (SIR-моделей) является отсутствие гибкости – при такой простоте построения невозможно учесть появление новых (иногда более заразных) штаммов вируса, применение ограничительных мер, наличие или возникновение иммунитета и т.д. [12].

В последующие годы наиболее распространенной базовой моделью для прогнозирования эпидемий, передающихся воздушно-капельным путем, стала модель Барояна – Рвачева [13, 14].

В дальнейшем модель модифицировалась учеными разных стран в зависимости от той или иной эпидемии и в настоящее время получила всемирно известную аббревиатуру – SEIR (по первым буквам состояний: S – susceptible, E – exposed, I – infected, R – Recovered).

SEIR – это модель описания динамики развития эпидемии с временным иммунитетом, в которой допускается, что выздоровевшие индивиды со временем снова могут стать восприимчивыми. Модель используется для описания развития наиболее опасных эпидемий, поскольку длительный инкубационный период может препятствовать своевременному обнаружению заболевания. Модель предназначена для оценки последствий, когда есть риск, что заболевание охватит значительное число индивидуумов в популяции. Многие болезни имеют скрытую, или латентную, фазу, во время которой индивид уже столкнулся с вирусом, но сам еще не стал заразным. Этот период – между тем как индивид был подвержен влиянию вируса и самой стадией болезни – может быть включен в модель SIR путем добавления показателя латентной/экспонированной популяции E. Принципиальная схема работы SEIR-модели приведена на рисунке 16.

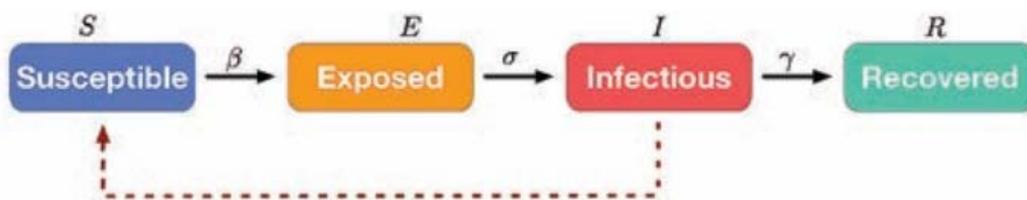


Рисунок 16 – Модель распространения эпидемии SEIR [9]

В настоящее время при моделировании распространения эпидемий используются различные модификации модели SEIR, учитывающие наличие врождённого и приобретённого иммунитета (MSEIR, MSIR), государственные меры, направленные на сдержива-

ние заболеваний (SEIR-HCD, Н – госпитализированные пациенты, С – пациенты в критическом состоянии, D – летальные исходы) и другие факторы.

3.2. Порядок выполнения моделирования

1. Одна из простейших моделей распространения эпидемии базируется на функции зависимости эффективной скорости прироста числа больных $F(p)$ от управляющих параметров α и β :

$$F(p, \alpha, \beta) = p \cdot \left[\left(\alpha \cdot \frac{1-\beta}{1-\beta \cdot p} \right) \cdot (1-p) - \beta \right], \quad (3.1)$$

где $F(p, \alpha, \beta)$ – функция эффективной скорости прироста числа больных (зависит от управляющих параметров);

$p = N_2/N = N_2/(N_1+N_2)$ – доля больных по отношению к численности всей популяции;

α – управляющий параметр – относительная частота контактов (в расчете на особь);

β – управляющий параметр – доля больных, выявленных за единицу времени.

Построить графики эффективной скорости прироста числа больных $F(p, \alpha, \beta)$ для различных значений управляющих параметров α и β :

а) на одном графике построить кривые $F(p, \alpha, \beta)$ с фиксированным параметром $\alpha = 3$ и различными параметрами $\beta = 0; 0,2; 0,4; 0,6; 0,8; 1$;

б) на другом графике построить кривые $F(p, \alpha, \beta)$ с фиксированным параметром $\beta = 0,5$ и различными параметрами $\alpha = 0; 1; 3; 5; 10; 20$.

Провести качественное исследование и объяснить смысл полученных зависимостей (как параметры α и β влияют на функцию $F(p, \alpha, \beta)$ в каждом случае; какой параметр характеризует эффективность системы здравоохранения; при каких условиях эпидемия развивается максимально быстро и т.д.).

2. Численно решить уравнение локальной кинетики (3.2) и построить график изменения во времени относительного числа больных при различных начальных условиях (управляющих параметрах). Объяснить смысл полученных зависимостей (модель подавления эпидемии; «классическая» модель эпидемии; что определяет постоянную времени исследуемого процесса и т.д.):

$$\frac{d}{d\tau} p(\tau) = p(\tau) \cdot \left[\alpha \cdot (1 - \beta) \cdot \frac{1 - p(\tau)}{1 - \beta \cdot p(\tau)} - \beta \right]. \quad (3.2)$$

Начальные условия:

$$\alpha_1 = 2; \beta_1 = 0,8; p_1(0) = 0,9;$$

$$\alpha_2 = 10; \beta_2 = 0,1; p_2(0) = 0,1.$$

3. Найти особые точки (точки равновесия) динамической системы, описываемой уравнением (3.1). Определить тип особых точек при различных значениях управляющих параметров α и β .

Исследовать устойчивость состояний равновесия (по критерию Ляпунова согласно [15]) p^* в зависимости от управляющих параметров α и β (объяснить смысл полученных зависимостей):

а) для нахождения особых точек динамической системы, необходимо найти значения p , при которых правая часть уравнения (3.1) обращается в 0;

б) стационарное состояние устойчиво, если производная правой части уравнения (3.1) принимает отрицательное значение в особой точке и неустойчиво, если значение производной правой части положительно;

в) подставить в выражение для производной значения корней p выражения для правой части уравнения (3.1);

г) ввести функции (например, $A1(\alpha, \beta)$), соответствующие значениям корней выражения для правой части уравнения (3.1);

д) подобно схеме в задании 1, построить графики изменения введенных функций при различных параметрах α и β (построить графики функций, фиксируя поочередно эти параметры; значения α и β взять из задания 1);

е) согласно условию устойчивости (б) и внешнему виду построенных кривых (д), сделать вывод об устойчивости стационарного состояния функции (3.1) в рассматриваемых особых точках.

4. Создать анимационные клипы (используя параметр FRAME и различные коэффициенты к нему), иллюстрирующие влияние управляющих параметров α и β на характер поведения $F(p, \alpha, \beta)$:

а) для исследования влияния параметра α на поведение функции $F(p, \alpha, \beta)$ «заморозить» параметр β ($\beta = 0,3$);

б) для исследования влияния параметра β на поведение функции $F(p, \alpha, \beta)$ «заморозить» параметр α ($\alpha = 1$).

Проанализировать полученные анимационные картины (что влияет на максимальную скорость роста числа больных; какова времен-

ная зависимость скорости роста числа больных в начальный момент времени и далее; при каком условии эпидемия может просто «захлебнуться» на начальном этапе своего развития и т.д.).

5. Скорость фронта эпидемической волны U определяется основными макропараметрами модели – частотой контактов здоровых и больных α , эффективным радиусом заражения σ и общей численностью популяции N :

$$U(\sigma, N, \alpha) = \sigma \cdot N \cdot \sqrt{2 \cdot \alpha}. \quad (3.3)$$

Построить графики зависимостей, иллюстрирующих, как влияют параметры α и σ ($N=1$) на скорость фронта эпидемии (в первом случае принять $\alpha = 6$, σ изменяется в пределах 0-1; во втором – $\sigma = 0,5$, α изменяется в пределах 0 – 40). Проанализировать полученные графики (как зависит скорость фронта эпидемической волны от эффективного радиуса заражения и от относительной частоты контактов больных и здоровых особей).

6. Отчет по лабораторной работе должен содержать ответы на контрольные вопросы, листинг рабочего документа MathCAD, результаты качественного исследования (таблицы, диаграммы) по каждому из этапов экспериментальной части, анализ полученных зависимостей и выводы.

Контрольные вопросы

1. Дайте определения основным терминам теории эпидемий (латентный, заразный, инкубационный периоды; сериальный интервал и др.)

2. Какие цели преследуются при разработке моделей распространения инфекций?

3. Какие факторы учитываются при разработке моделей распространения эпидемий?

4. Сформулируйте критерий устойчивости состояния систем по Ляпунову.

5. Приведите примеры моделей простых эпидемий.

4. МОДЕЛЬ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ (МОДЕЛЬ МАЛЬТУСА)

4.1. Модель неограниченного роста

Исторически первые математические описания биологических систем относятся к моделям популяционной динамики. Одно из фундаментальных предположений, лежащих в основе всех моделей роста, – пропорциональность скорости роста численности популяции. Для многих одноклеточных организмов или клеток, входящих в состав клеточных тканей, рост популяции – это простое деление, то есть удвоение числа клеток через определенный интервал времени, называемый характерным временем деления. Для сложно организованных растений и животных рост популяции происходит по более сложному закону, но в простейшей модели можно предположить, что скорость размножения вида пропорциональна численности этого вида [1].

Процесс неограниченного роста популяции представляет модель Мальтуса (модель экспоненциального роста), описывающая размножение популяции со скоростью, пропорциональной ее численности. Основные допущения данной модели следующие:

– в популяции существуют только процессы размножения и естественной гибели, скорости которых пропорциональны численности особей в данный момент;

– нет борьбы между особями за место обитания и пищу (неограниченное пространство и количество пищи).

Введем обозначения:

x – численность популяции в момент времени t ;

b – коэффициент рождаемости особей в этой популяции;

d – коэффициент смертности.

Приращение численности популяции Δx за время Δt в этом случае составит:

$$\Delta x = bx\Delta t - dx\Delta t.$$

Скорость изменения численности популяции определится как:

$$\frac{dx}{dt} = bx - dx = rx, \quad (4.1)$$

где $r = b - d$ – коэффициент собственной скорости роста популяции, отражающий ее генетический потенциал.

В начальный момент времени $t = 0$ численность особей $x = x_0$. Решив уравнение (4.1), получим, что если коэффициент пропорциональности $r = const$ (как это предполагал Мальтус), численность популяции будет изменяться по экспоненциальному закону:

$$x(t) = x_0 \cdot e^{rt}. \quad (4.2)$$

В зависимости от значения коэффициента r численность популяции будет неограниченно расти ($r > 0$), снижаться до полного исчезновения особей ($r < 0$) или оставаться неизменной ($r = 0$) (рисунок 17).

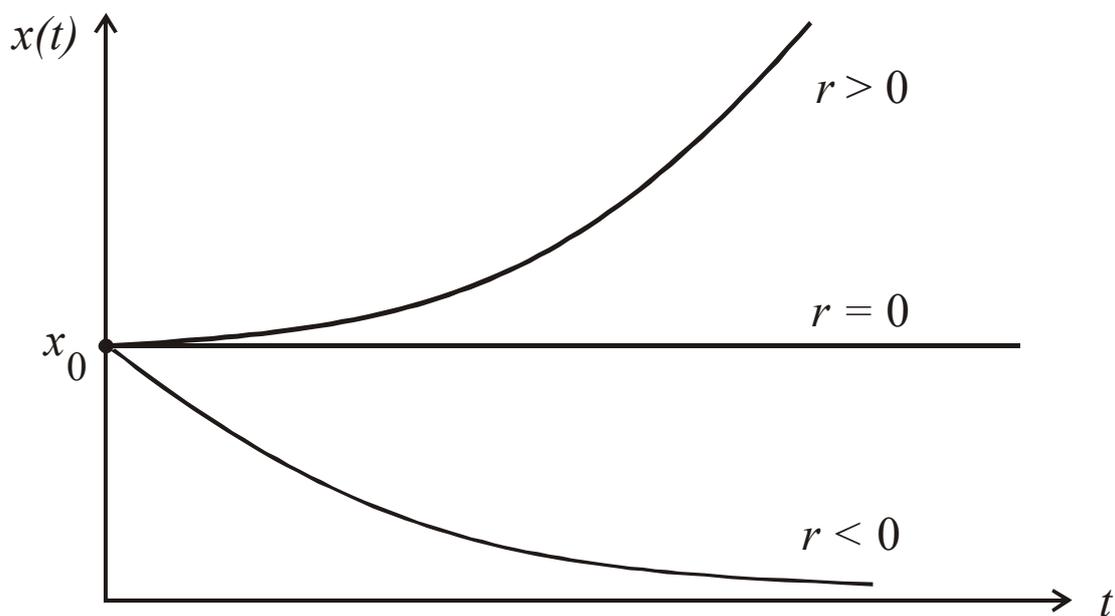


Рисунок 17 – Модель Мальтуса: динамика численности популяции для различных значений коэффициента собственной скорости роста

В дискретном виде модель Мальтуса представляет собой геометрическую прогрессию:

$$N_{i+1} = qN_i = q^i N_0, \quad (4.3)$$

где q – коэффициент, аналогичный коэффициенту r в непрерывной модели;

N_i – число особей в популяции в i -й момент времени.

Закон экспоненциального роста справедлив на определенной стадии роста для популяций клеток в ткани, водорослей или бактерий в культуре. Ни одна из популяций в природе не растет до бесконечности, поскольку существуют ограничивающие факторы, связанные с внутривидовой конкуренцией за пространство и пищу [1].

4.2. Модель ограниченного роста

Учтём фактор борьбы между особями в популяции за ресурс (например, за место обитания). Считая, что скорость гибели за счет конкуренции между особями пропорциональна вероятности встречи двух особей, можно записать скорость изменения численности популяции как:

$$\frac{dx}{dt} = (b - d - cx)x = (r - cx)x,$$

где c – коэффициент внутривидовой конкуренции.

Введем обозначение $K = \frac{r}{c}$ и перепишем данное уравнение в виде:

$$\frac{dx}{dt} = r \left[1 - \frac{x}{K} \right] x. \quad (4.4)$$

Решив дифференциальное уравнение (4.4), получим закон изменения численности популяции от времени:

$$x(t) = \frac{x_0 K e^{rt}}{K - x_0 + x_0 e^{rt}}. \quad (4.5)$$

Выражение (4.5) известно как модель Ферхюльста (логистическое уравнение). Она является базовой моделью, описывающей ограниченный рост. Параметр K носит название «ёмкости экологической ниши популяции» и выражается в единицах численности (или концентрации). Он носит системный характер, то есть определяется целым рядом различных обстоятельств, среди которых – ограничения на количество субстрата для микроорганизмов, доступного объема для популяции клеток ткани, пищевой базы или убежищ для высших животных. С точки зрения временной динамики популяции значение параметра K имеет смысл стационарного состояния $x_{ст}$, значения, к которому стремится размер популяции с течением времени (рисунок 18). Эта тенденция не зависит от начального объема популяции x_0 и справедлива для всех $r > 0$ (если естественная рождаемость в популяции превосходит смертность):

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \left(\frac{x_0 K e^{rt}}{K - x_0 + x_0 e^{rt}} \right) = K.$$

Наибольший практический интерес представляет сочетание параметров модели $r > 0$ и $x_0 < K$. Графики зависимости правой части уравнения (4.4) от численности x и численности популяции от времени для этого случая представлены на рисунке 19. В момент времени t_k (точка перегиба) начинает проявляться конкуренция особей между собой.

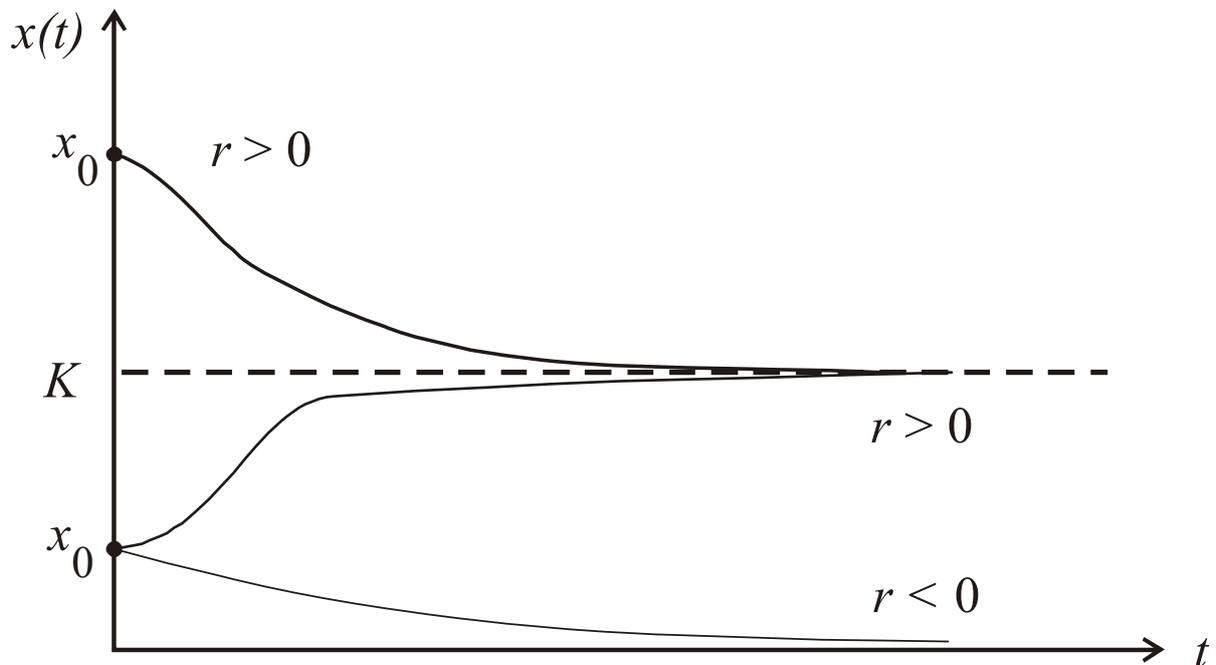


Рисунок 18 – Модель Ферхюльста: динамика численности для различных значений коэффициента скорости роста и начального объема популяции

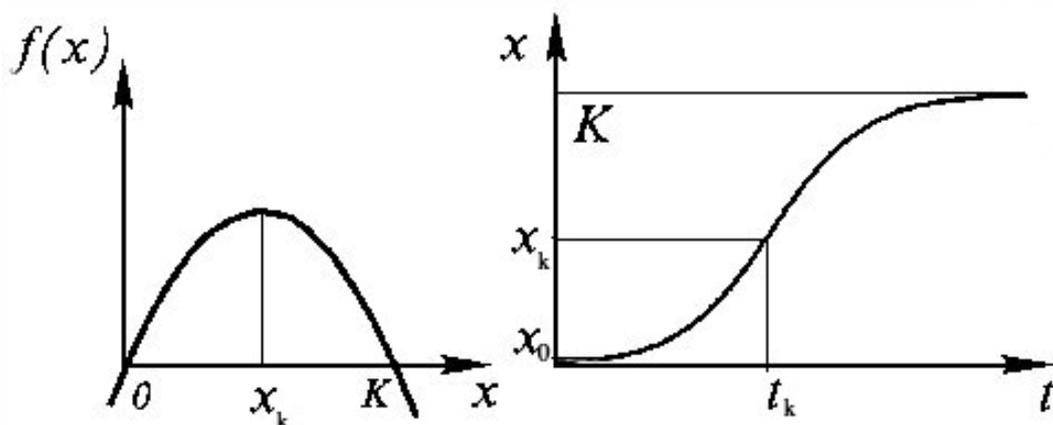


Рисунок 19 – Модель Ферхюльста: зависимость величины скорости роста от численности (а) и численности от времени (б)

Рассмотрим численность популяции в последовательные моменты времени. Это соответствует реальной процедуре пересчета особей (или клеток) в популяции. В самом простом виде зависимость численности на временном шаге с номером $t+1$ от численности на предыдущем шаге t можно записать в виде:

$$N_{t+1} = rN_t(1 - N_t).$$

Здесь численность выражена в безразмерном виде. При $N_t > 1$ численность принимается равной нулю.

С учетом размерности и особенностей дискретного представления уравнение Ферхюльста в дискретной форме принимает вид:

$$N_{t+1} = N_t \exp\left(r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)\right). \quad (4.6)$$

Поведение во времени переменной N_t может носить характер не только ограниченного роста, как было для непрерывной модели (4.5), но также быть колебательным или квазистохастическим (рисунок 20).

Тип поведения зависит от величины константы собственной скорости роста r . Кривые, представляющие вид зависимости значения численности в данный момент времени ($t + 1$) от значений численности в предыдущий момент времени t , показаны на рисунке 20 слева. Справа представлены кривые динамики численности – зависимости числа особей в популяции от времени. Сверху вниз значение параметра собственной скорости роста r увеличивается.

Характер динамики численности определяется видом кривой зависимости $F(t+1)$ от $F(t)$. Эта кривая отражает изменение скорости прироста численности от самой численности. Для всех представленных на рисунке 20 слева кривых эта скорость нарастает при малых численностях и убывает, а затем обращается в нуль при больших численностях. Динамический тип кривой роста популяции зависит от того, насколько быстро происходит рост при малых численностях, т.е. определяется производной (тангенсом угла наклона этой кривой) в точке нуля, который определяется коэффициентом r – величиной собственной скорости роста. Для небольших r ($r < 3$) численность популяции стремится к устойчивому равновесию. Когда график слева становится более крутым, устойчивое равновесие переходит в устойчивые циклы. По мере увеличения численности длина цикла растет

и значения численности повторяются через 2, 4, 8, ... , $2n$ поколений. При дальнейшем увеличении параметра r происходит хаотизация решений. При достаточно больших r динамика численности демонстрирует хаотические всплески (вспышки численности).

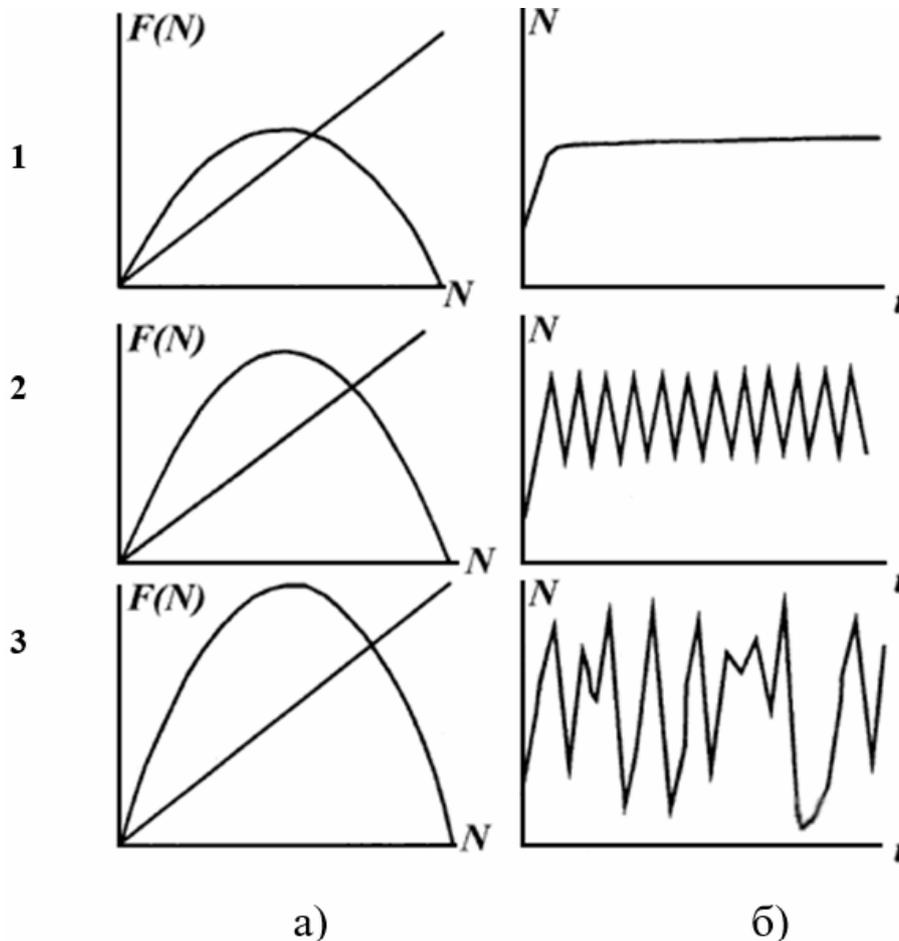


Рисунок 20 – Дискретная модель Ферхюльста: вид функции зависимости численности на последующем шаге от численности на предыдущем шаге (а) и поведение численности во времени (б) при разных значениях параметра r :
 1 – ограниченный рост; 2 – колебания; 3 – хаос

Уравнения такого типа хорошо описывают динамику численности сезонно размножающихся насекомых с неперекрывающимися поколениями. При этом некоторые достаточно просто измеряемые характеристики популяций, демонстрирующих квазистохастическое поведение, имеют регулярный характер. В некотором смысле чем хаотичнее поведение популяции, тем оно предсказуемее. Например, при больших значениях x амплитуда вспышки может быть прямо пропорциональна времени между вспышками [1].

4.3. Порядок выполнения моделирования

1. Проанализируйте поведение системы, описываемой моделью Мальтуса (4.2), при разных значениях параметров b , d и x_0 . Для этого запишите закон изменения $x(t)$ для заданных параметров, смоделируйте его в среде MathCAD [2] и отобразите результат на графике. Оцените из графиков характерные величины процесса:

а) время $T_{0.5}$, когда численность особей изменится в 2 раза по сравнению с первоначальной. Сопоставьте с расчетными величинами:

$$T_{0.5} = \frac{\ln 2}{|r|};$$

б) скорость изменения численности популяции при $t = 0$. Сопоставьте с расчетными величинами.

1.1. Исследуйте поведение системы при изменении коэффициента собственной скорости роста r (таблица 1).

Таблица 1 – Данные для выполнения задания 1.1

Модель	b , 1/ч	d , 1/ч	r , 1/ч	x_0
1	0.9	0.6	0.3	50
2	1.0	0.6	0.4	50
3	1.1	0.6	0.5	50
4	0.4	0.6	-0.2	50
5	0	0.6	-0.6	50
6	0.6	0.6	0	50

1.2. Исследуйте поведение системы при изменении начальной численности особей x_0 (таблица 2).

Таблица 2 – Данные для выполнения задания 1.2

Модель	b , 1/ч	d , 1/ч	r , 1/ч	x_0
1	0.9	0.6	0.3	5
2	0.9	0.6	0.3	50
3	0.9	0.6	0.3	200

2. Проанализируйте поведение системы, описываемой моделью Ферхюльста (4.5), при различных значениях параметров r , c и $K = \frac{r}{c}$. Для этого запишите закон изменения $x(t)$ для заданных параметров,

смоделируйте его в среде MathCAD [2] и отобразите результат на графике. Оцените из графиков характерные величины процесса:

а) стационарное значение $x_{ст}$ сравните с расчетным значением $x_{ст} = K$;

б) характерное время $T_{0.9}$, когда численность популяции $x = 0.9 x_{ст}$;

в) параметры точки перегиба – время t_k и численность особей x_k , когда проявляется их конкуренция между собой. Сравните с теоретическим значением $x_k = 0.5 x_{ст}$.

2.1. Исследуйте поведение системы при изменении коэффициента собственной скорости роста r . Заполните таблицу 3.

Таблица 3 – Данные для выполнения задания 2.1

Модель	$r, 1/ч$	$c, 1/ч$	x_0	$x_{ст}$	$T_{0.9}$	x_k	t_k
1	2.2	0.001	20				
2	1.6	0.001	20				
3	1	0.001	20				

2.2. Исследуйте поведение системы при изменении коэффициента внутривидовой конкуренции c . Заполните таблицу 4.

Таблица 4 – Данные для выполнения задания 2.2

Модель	$r, 1/ч$	$c, 1/ч$	x_0	$x_{ст}$	$T_{0.9}$	x_k	t_k
1	0.4	0.001	20				
2	0.4	0.003	20				
3	0.4	0.01	20				

3. С помощью инструментов программирования MathCAD исследуйте временную динамику популяции, описываемую дискретным уравнением Ферхюльста (4.6).

Задайте коэффициент экологической емкости популяции $K = 40$, начальную численность $x_1 = 2$ и $r = 1$.

Отобразите временную динамику популяции на графике. Последовательно поменяйте значения $r = 0.5, 1.1, 2, 2.5, 3, 3.2, 4$ и оцените изменения временной динамики.

$$n = 1..100 \quad r := 1 \quad K := 40$$

$$x := \begin{cases} x_1 \leftarrow 2 \\ \text{for } n \in 1..100 \\ x_{n+1} \leftarrow x_n \exp \left[r \left(1 - \frac{x_n}{K} \right) \right] \end{cases}$$

В уравнении (4.6) циклы (колебательное поведение переменных) наблюдаются при следующих значениях параметра:

- при $2 < r < 2,526$ – двухточечные циклы;
- при $2,526 < r < 3,102$ появляются циклы длины $4, 8, 16, \dots, 2k$;
- при $r \geq 3,102$ решение зависит от начальных условий.

Опытным путем определите значения r , при которых:

а) возникают первые затухающие колебания вокруг состояния равновесия;

б) возникают первые квазистохастические колебания;

в) существуют устойчивые периодические колебания при $r > 3$.

Отметьте полученные значения.

4. Отчёт по практическому занятию должен содержать краткие ответы на вопросы для самопроверки, листинг рабочего документа MathCAD с полученными результатами расчетов, таблицами и графиками, упомянутые в п. 3, выводы по работе.

Контрольные вопросы

1. Модель Мальтуса, основные допущения.

2. Что понимается под коэффициентом собственной скорости роста популяции, как он влияет на характер популяционной динамики?

3. Для каких видов популяций применима модель Мальтуса и почему?

4. Модель Ферхюльста в непрерывной форме, основные допущения.

5. Понятие емкости экологической ниши популяции, её значение в модели Ферхюльста.

6. Модель Ферхюльста в дискретной форме. Влияние значений коэффициента собственной скорости роста на характер популяционной динамики.

5. МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ (МОДЕЛЬ ВОЛЬТЕРРА)

5.1. Классификация типов взаимодействия двух видов

Любые популяции существуют во взаимодействии с окружением. Взаимодействовать могут как биологические виды в собственном смысле этого слова, так и разновидности одного вида, например, различные мутанты одного и того же вида микроорганизмов при их культивировании. Взаимодействия принято разделять на трофические (когда один из видов питается другим видом) и топические (взаимодействия между видами одного трофического уровня).

В популяционной динамике принято классифицировать взаимодействия по их результатам. Наиболее распространенными и хорошо изученными являются взаимодействия конкуренции (когда численность каждого из видов в присутствии другого растет с меньшей скоростью), симбиоза (когда виды способствуют росту друг друга) и типа хищник-жертва или паразит-хозяин (когда численность вида-жертвы в присутствии вида-хищника растет медленнее, а вида-хищника – быстрее). В природе также встречаются взаимодействия, когда один из видов чувствует присутствие второго, а другой – нет (аменсализм и комменсализм), или виды нейтральны.

Основателем современной математической теории популяций справедливо считается итальянский математик Вито Вольтерра, разработавший математическую теорию биологических сообществ, аппаратом которой служат дифференциальные и интегро-дифференциальные уравнения. Вольтерра предложил описывать взаимодействие видов подобно тому, как это делается в статистической физике и химической кинетике, в виде мультипликативных членов в уравнениях (произведений численностей взаимодействующих видов). Тогда в общем виде с учетом самоограничения численности по логистическому закону система дифференциальных уравнений, описывающая взаимодействие двух видов, может быть записана в виде [16]:

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}x_1 &= a_1 \cdot x_1 + b_{12} \cdot x_1 \cdot x_2 - c_1 \cdot x_1^2 \\ \frac{d}{dt}x_2 &= a_2 \cdot x_2 + b_{21} \cdot x_1 \cdot x_2 - c_2 \cdot x_2^2 \end{aligned} \quad (5.1)$$

где a_i – константы собственной скорости роста видов;

c_i – константы самоограничения численности (внутривидовой конкуренции);

b_{ij} – константы взаимодействия видов, ($i, j = 1, 2$).

Соответствие знаков этих последних коэффициентов различным типам взаимодействий приведено в таблице 5.

Таблица 5 – Типы взаимодействия двух видов

Симбиоз	+	+	$b_{12}, b_{21} > 0$
Комменсализм	+	0	$b_{12} > 0, b_{21} = 0$
Хищник-Жертва	+	-	$b_{12} > 0, b_{21} < 0$
Аменсализм	0	-	$b_{12} = 0, b_{21} < 0$
Конкуренция	-	-	$b_{12}, b_{21} < 0$
Нейтрализм	0	0	$b_{12}, b_{21} = 0$

Модель конкуренции такого типа имеет недостатки, в частности, из нее следует, что сосуществование двух видов возможно лишь в случае, если их численность ограничивается разными факторами, но модель не дает указаний, насколько велики должны быть различия для обеспечения длительного сосуществования. Внесение стохастических элементов (например, введение функции использования ресурса) позволяет ответить на эти вопросы.

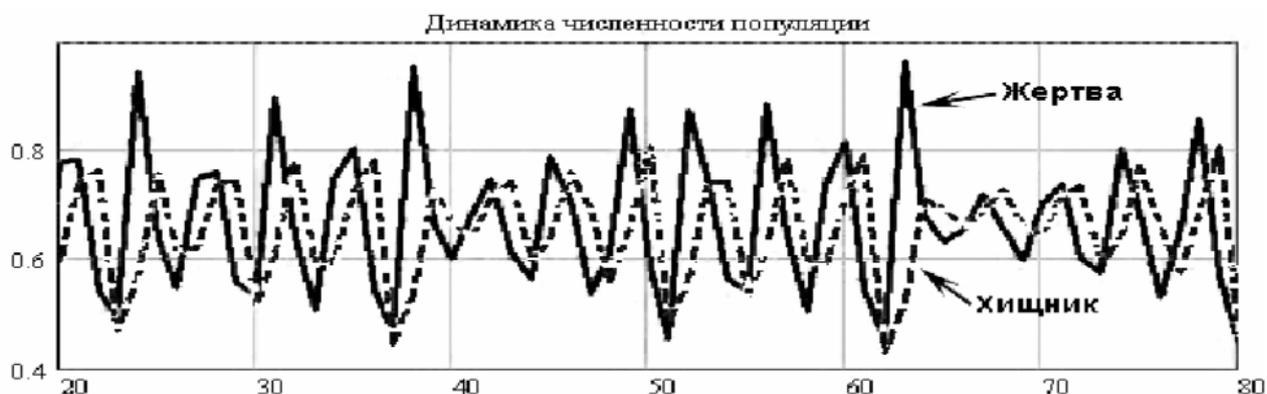


Рисунок 21 – Размер популяции хищников и жертв как функция от времени в модели Вольтерра

При различных соотношениях параметров в системе, предложенной Вольтерра, возможно выживание только жертвы, только хищника (если у него имеются и другие источники питания) и сосуществование обоих видов. В этом случае численности видов совершают колебания, причем колебания численности хищника в модели запаздывают по отношению к колебаниям численности жертвы. Характерный пример изменений размера популяции хищников и жертв как функция от времени в модели Вольтерра представлен на рисунке 21.

5.2. Гипотезы Вольтерра

Согласно теории Вольтерра, о компонентах системы формулируются следующие допущения [17]:

1. Пища либо имеется в неограниченном количестве, либо ее поступление с течением времени жестко регламентировано.

2. Особи каждого вида отмирают так, что в единицу времени погибает постоянная доля существующих особей.

3. Хищные виды поедают жертв, причем в единицу времени количество съеденных жертв всегда пропорционально вероятности встречи особей этих двух видов, т.е. произведению количества хищников на количество жертв.

4. 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 (модели межвидовой конкуренции).

5. Если вид питается пищей, имеющейся в неограниченном количестве, прирост численности вида в единицу времени пропорционален численности вида.

6. 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.

Перечисленные гипотезы позволяют описывать сложные живые системы при помощи систем обыкновенных дифференциальных уравнений, в правых частях которых имеются суммы линейных и билинейных членов. Уравнения Вольтерра послужили отправной точкой для создания большинства динамических моделей в экологии вплоть до сегодняшнего дня.

5.3. Порядок выполнения моделирования

1. Решить численно систему нелинейных дифференциальных уравнений первого порядка (модель Вольтерра «хищник-жертва»):

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt}y_B &= g \cdot y_B - a \cdot y_B \cdot y_R ; \\ \frac{d}{dt}y_R &= -s \cdot y_R + b \cdot y_B \cdot y_R ,\end{aligned}\tag{5.2}$$

где $g = 0,3$ – коэффициент приращения численности жертв при отсутствии хищников;

$s = 0,3$ – коэффициент уменьшения численности хищников при отсутствии жертв;

$a = 0,02$ – параметр, описывающий уменьшение численности жертв из-за встреч с хищниками;

$b = 0,004$ – параметр, описывающий приращение численности хищников благодаря встречам с жертвами.

Начальная популяция жертв и хищников соответственно:

$$y_B(0) = 100;$$

$$y_R(0) = 40.$$

Временной интервал для численных расчетов – $0 - 100$, число шагов для численных расчетов принять равным $N = 4000$.

2. Построить диаграмму динамики изменения популяций животных жертв и хищников, а также соответствующее фазовое пространство.

3. Решить численно модифицированную модель Вольтерра с учётом самоограничения в росте обеих популяций:

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt}y_B &= g \cdot y_B - a \cdot y_B \cdot y_R - k \cdot y_B \cdot y_B ; \\ \frac{d}{dt}y_R &= -s \cdot y_R + b \cdot y_B \cdot y_R - z \cdot y_R \cdot y_R ,\end{aligned}\tag{5.3}$$

где k – параметр, учитывающий самоограничение в росте численности жертв (например, $k = 0,001$);

z – параметр, учитывающий самоограничение в росте численности хищников (например, $z = 0,001$).

4. Построить диаграмму динамики изменения популяций животных жертв и хищников, а также соответствующее фазовое пространство для модифицированной модели Вольтерра. Определить тип особой точки системы («центр», устойчивый фокус, устойчивый узел).

5. Отчет по работе должен содержать ответы на контрольные вопросы, листинг рабочего документа MathCAD, диаграммы и фазовые пространства изменения популяций животных жертв и хищников для классической и модифицированной моделей Вольтерра, анализ полученных данных и выводы.

Контрольные вопросы

1. Перечислите основные условия (допущения) модели Вольтерра «хищник-жертва».
2. Что представляют из себя изменения численности жертвы и хищника во времени?
3. В чём заключается основной недостаток классической модели Вольтерра?
4. Что даёт модификация модели Вольтерра (например, учёт самоограничения популяции) с точки зрения её устойчивости?

ЛИТЕРАТУРА

1. Популярная медицинская энциклопедия / гл. ред. Б.В. Петровский. – М.: Советская энциклопедия, 1987. – 704 с.
2. Волобуев, А.Н. Биофизика: научное издание / А.Н. Волобуев. – Самара: Самар. дом печати, 1999. – 168 с.
3. Бекеш, Г. Механические свойства уха: пер. с англ. под ред. В.А. Артёмова / Г. Бекеш, В. Розенблит // Экспериментальная психология. Т. 2. – М.: Издательство иностранной литературы, 1963.
4. Меркулов, Д.А. Заглянем в улитку. Слух с точки зрения инженера / Д.А. Меркулов // Наука и жизнь. – 2006. – № 10. – С. 11 – 16.
5. Фант, Г. Акустическая теория речеобразования: пер. с англ. / Г. Фант. – М.: Наука, 1964. – 284 с.
6. Сапожков, М.А. Речевой сигнал в кибернетике и связи / М.А. Сапожков. – М.: Связьиздат, 1963.
7. Вахитов, Я.Ш. Слух и речь / Я.Ш. Вахитов. – Л.: ЛИКИ, 1973.
8. Siettos, C.I. Mathematical modeling of infectious disease dynamics // Virulence. – 2013. – Vol. 4 No. 4. – P. 295 – 306.
9. Акимов, В.А. Математические модели эпидемий и пандемий как источников чрезвычайных ситуаций биолого-социального характера / В.А. Акимов, М.В. Бедило, Е.О. Иванова // Технологии гражданской безопасности. – 2022. – Т. 19. – № 3 (73). – С. 10.
10. Chan, E.H. Using web search query data to monitor dengue epidemics: a new model for neglected tropical disease surveillance // PLoSNegl Trop Dis. – 2011. – Vol. 5.
11. Vacaër, Nicolas. A Short History of Mathematical Population Dynamics. London: Springer. – 2011. – 170 p.
12. Йейтс, Кит. Математика жизни и смерти / Кит Йейтс. – М.: Бомбора, 2020. – 350 с.
13. Бароян, О.В. Математика и эпидемиология / О.В. Бароян, Л.А. Рвачев. – М.: Знание, 1977. – 63 с.
14. Бароян, О.В. Моделирование и прогнозирование эпидемий гриппа для территории СССР / О.В. Бароян, Л.А. Рвачев, Ю.Г. Иванов. – М.: ИЭМ им. Н.Ф. Гамалеи, 1977. – 546 с.
15. Рубин, А.Б. Биофизика. Т.1 / А.Б. Рубин. – М.: Высш. шк., 1987.
16. Вольтерра, В. Математическая теория борьбы за существование / В. Вольтерра. – М.: Наука, 1976. – 287 с.
17. Ризниченко, Г.Ю. Математические модели биологических продукционных процессов / Г.Ю. Ризниченко, А.Б. Рубин. – М.: Изд-во МГУ, 1993. – 301 с.

Учебное издание

Жарких Елена Валерьевна
Дунаев Андрей Валерьевич

**МОДЕЛИРОВАНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ
ПРОЦЕССОВ И СИСТЕМ**

Учебное пособие

Редактор Г.В. Карпушина
Технический редактор Т.П. Прокудина

Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
«Орловский государственный университет имени И.С. Тургенева»

Подписано к печати 16.01.2025 г. Формат 60×90/16.
Усл. печ. л. 3,1. Тираж 300 экз.
Заказ №

Отпечатано с готового оригинал-макета
на полиграфической базе ОГУ имени И.С. Тургенева
302026, г. Орёл, ул. Комсомольская, 95.