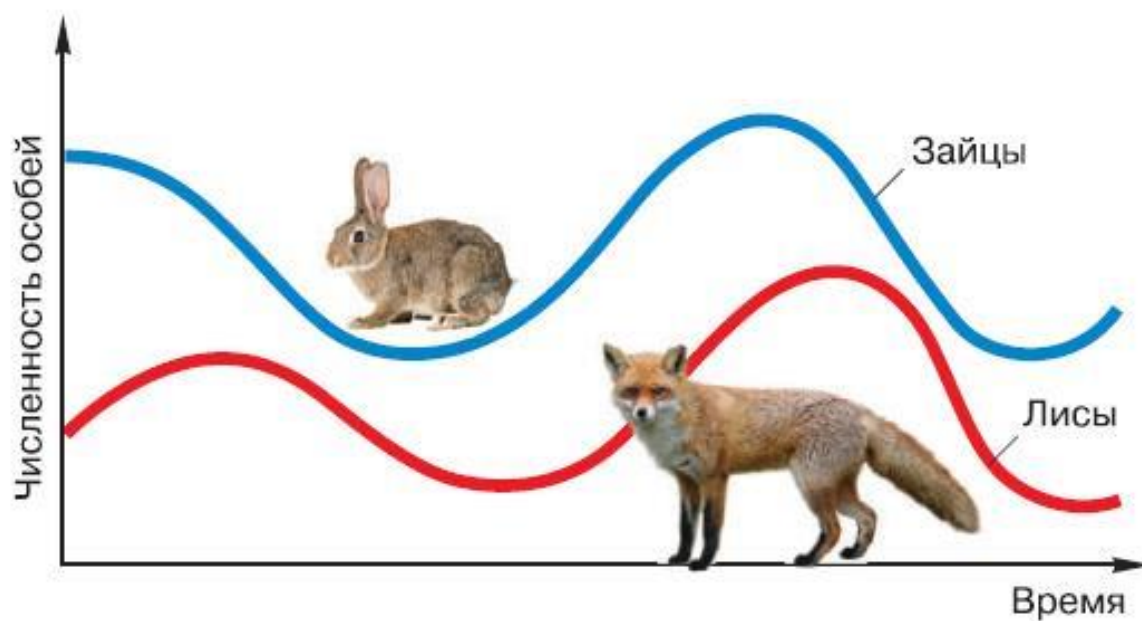


Н.Л. Леонова, А.И. Кушнеров

Математические методы в биологии и экологии

Учебное пособие



**Санкт-Петербург
2019**

**МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ**

**«САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ПРОМЫШЛЕННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ И ДИЗАЙНА»**

ВЫСШАЯ ШКОЛА ТЕХНОЛОГИИ И ЭНЕРГЕТИКИ

Н.Л. Леонова, А.И. Кушнеров

Математические методы в биологии и экологии

Учебное пособие

**Санкт-Петербург
2019**

УДК 51-76
ББК 20.1
Л 476

Леонова Н.Л., Кушнеров А.И. Математические методы в биологии и экологии: учебное пособие. - СПб.: ВШТЭ СПбГУПТД. 2019. – 43 с.

Приведены примеры решения задач и элементы теории по дисциплине «Математические методы в экологии, химии, биологии». Рассмотрены основные модели, этапы построения моделей и виды моделирования, предлагается информация по методам решения задач, примеры решения.

Пособие предназначено для студентов, обучающихся по направлению 01.03.02 «Прикладная математика и информатика», а также может быть полезно в процессе изучения дисциплин: «Информатика», «Компьютерное моделирование».

Рецензенты:

профессор кафедры высшей математики и механики Санкт-Петербургского государственного университета аэрокосмического приборостроения, д-р физ.-мат. наук С.П. Помыткин;

доцент кафедры прикладной математики и информатики ВШТЭ СПбГУПТД, канд. техн. наук П.Е. Антонюк

Рекомендовано к изданию Редакционно-издательским советом университета в качестве учебного пособия.

© Высшая школа технологии
и энергетики СПбГУПТД, 2019

© Леонова Н.Л.,
Кушнеров А.И., 2019

Редактор и корректор В.А.Басова

Техн. редактор Л.Я. Титова

Темплан 2019 г., поз. 104

Подп. к печати 03.10.2019 Формат 60х84/16.

Бумага тип. № 1.

Печать офсетная. Объем 2,5 уч.-изд. л.; 2,5 печ. л., Тираж 30 экз. Изд. № 104

Цена «С». Заказ

Ризограф Высшей школы технологии и энергетики СПбГУПТД, 198095,
СПб., ул. Ивана Черных, 4.

ОГЛАВЛЕНИЕ

I. ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНЫЙ И ЛОГИСТИЧЕСКИЙ РОСТ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ	4
1.1. РОСТ КОЛОНИИ МИКРООРГАНИЗМОВ	4
1.2. УРАВНЕНИЕ ФЕРХЮЛЬСТА	6
1.3. РАЗРАБОТКА ИМИТАЦИОННЫХ МОДЕЛЕЙ В СРЕДЕ MS EXCEL	8
1.4. УЧЕТ СМЕРТНОСТИ В ОПРЕДЕЛЕННОМ ВОЗРАСТЕ	10
1.5. МОДЕЛЬ УЧЕТА СМЕРТНОСТИ В РЕЗУЛЬТАТЕ КОНКУРЕНЦИИ	11
1.6. АНАЛИЗ ПОСТРОЕННОЙ МОДЕЛИ	15
1.7. ЗАДАНИЕ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ	17
II. МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ СИСТЕМЫ «ХИЩНИК – ЖЕРТВА»	19
III. МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЭПИДЕМИИ	23
3.1. ПОСТРОЕНИЕ ПРОСТЕЙШЕЙ МОДЕЛИ ЗАБОЛЕВАНИЯ	23
3.2. КАЧЕСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ ПРОСТЕЙШЕЙ МОДЕЛИ ЗАБОЛЕВАНИЯ	27
3.3. РЕЗУЛЬТАТЫ ОСТРОЙ ФОРМЫ БОЛЕЗНИ	27
3.4. ЗАДАЧА ОБ ЭПИДЕМИИ	30
IV. КОЛЕБАНИЕ СТРУНЫ	32
4.1. ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ	32
4.2. СЕТОЧНЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ	36
4.3. ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ. ИСХОДНЫЕ ДАННЫЕ	37
4.4. ХОД РАСЧЕТА	38
V. ПЕРЕНОС ТЕПЛА В ВОДОЕМЕ	40
5.1. ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ. ИСХОДНЫЕ ДАННЫЕ	40
5.2. РЕЗУЛЬТАТ РАСЧЕТА	42
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	43
ИНТЕРНЕТ-РЕСУРСЫ	43

І. ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНЫЙ И ЛОГИСТИЧЕСКИЙ РОСТ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

«В 1536 г. испанский аделантадо Педро де Мендоза, закладывая город Буэнос-Айрес, привез в аргентинские пампы 20 коров и 72 лошади. Спустя три года поселение было сожжено дотла индейцами, и испанцы его покинули. Лошади и коровы оказались предоставлены сами себе. Они размножились в пампах, и к 1700 г. численность популяции коров и популяции лошадей достигли миллиона голов каждая. Испанские мореплаватели XVI и XVII вв. систематически завозили на океанические острова коз, чтобы обеспечить себе пропитание на случай кораблекрушения. Один такой путешественник, Хуан Фернандес, завез пару коз на острова Тихого океана вблизи побережья Чили, — острова, которые затем были названы его именем. В 1704 г., когда Александр Селкирк (послуживший Даниэлю Дефо прототипом Робинзона Крузо) был оставлен на этих островах капитаном его корабля, численность стада коз, которым дала начало эта пара, превышала 10 000, и стадо существует до сих пор» (О. Солбриг, Д. Солбриг, 1982).

Впервые проблема описания популяционного роста поставлена в «Трактате о счете» («Liber abaci») итальянского ученого Леонардо Фибоначчи, датированном 1202 годом. В книге приводится собрание арифметических и алгебраических задач. Одна из них рассматривает динамику размножения кроликов: «Некто выращивает кроликов в пространстве, со всех сторон обнесенном высокой стеной. Сколько пар кроликов рождается в один год от одной пары, если через месяц пара кроликов производит на свет другую пару, а рожают кролики начиная со второго месяца после своего рождения». Решением задачи является ряд чисел: 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55 ...

Итак, как было ясно уже Фибоначчи, прирост популяции пропорционален ее численности, и поэтому, если рост популяции не ограничивают никакие внешние факторы, он непрерывно ускоряется. Опишем этот рост математически.

1.1. РОСТ КОЛОНИИ МИКРООРГАНИЗМОВ

За время D_t прирост численности равен: $Dx = R - S$,
где R —число родившихся и S —число умерших за время D_t особей, пропорциональные этому промежутку времени:

$$R(\Delta t, x) = R(x)\Delta t, \quad S(\Delta t, x) = S(x)\Delta t.$$

В дискретной форме:

$$\Delta x = [R(x) - S(x)]\Delta t.$$

Разделив на Δt и переходя к пределу при $\Delta t \rightarrow 0$, получим дифференциальное уравнение

$$\frac{dx}{dt} = R(x) - S(x).$$

В простейшем случае, когда рождаемость и смертность пропорциональны численности:

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x - \beta x, \quad \alpha - \beta = r,$$

$$\frac{dx}{dt} = rx.$$

Разделим переменные и проинтегрируем:

$$\frac{dx}{rx} = dt;$$

$$\ln x = rt + C.$$

Переходя от логарифмов к значениям переменной x и определяя произвольную постоянную C из начальных условий, получим экспоненциальную форму динамики роста:

$$x = x_0 e^{rt}; \quad x_0 = x(t = 0).$$

График функции при положительных (размножение) и отрицательных (вымирание) значениях константы скорости роста представлен на рис.1.1.

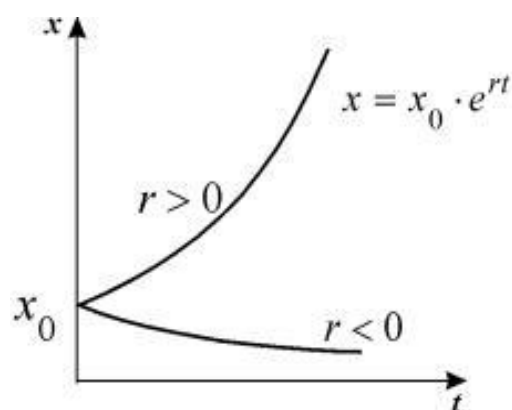


Рис. 1.1. Экспоненциальная форма динамики роста численности колонии микроорганизмов

Величину r называют иногда мальтусианским параметром. Английский священник Томас Мальтус был первым, кто обратил внимание на то, что численность населения растет в геометрической прогрессии. Именно знакомство с

его работой подтолкнуло и Чарльза Дарвина, и Альфреда Уоллеса к догадке о том, что потомство любых организмов должно «прореживаться» естественным отбором.

Как легко понять, с ростом времени численность популяции растет все быстрее и достаточно скоро устремляется к бесконечности. Естественно, никакое местообитание не выдержит существования популяции с бесконечно растущей численностью. Тем не менее, существует целый ряд процессов популяционного роста, который в определенном временном промежутке может быть описан с помощью экспоненциальной модели. Речь идет о случаях нелимитированного роста, когда какая-то популяция заселяет среду с избытком свободного ресурса: коровы и лошади заселяют пампу, мучные хрущаки — элеватор с зерном, дрожжи — бутылку виноградного сока и т.д.

Естественно, экспоненциальный рост популяции не может быть вечным. Рано или поздно ресурс исчерпается и рост популяции затормозится. Каким будет это торможение? Практическая экология знает самые разные варианты: и резкий взлет численности с последующим вымиранием популяции, исчерпавшей свои ресурсы, и постепенное торможение прироста по мере приближения к определенному уровню. Проще всего описать медленное торможение. Простейшая описывающая такую динамику модель называется *логистической* и предложена (для описания роста численности популяции человека) французским математиком П.Ферхюльстом еще в 1845 году. В 1925 году аналогичная закономерность была заново открыта американским экологом Р. Перлем, который предположил, что она носит всеобщий характер.

1.2. УРАВНЕНИЕ ФЕРХЮЛЬСТА

Рассмотрим еще один пример, который относится к классическим моделям математической экологии. Логистическое уравнение было предложено Ферхюльстом в 1838 г. Оно имеет вид:

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right).$$

Это уравнение обладает двумя важными свойствами. При малых значениях численности x возрастает, при больших — приближается к определенному пределу K . В логистической модели вводится переменная K - емкость среды, равновесная численности популяции, при которой она потребляет все имеющиеся ресурсы.

Уравнение можно решить аналитически. Произведем разделение переменных:

$$\frac{Kdt}{x(K-x)} = rdt.$$

Представим левую часть в виде суммы и проинтегрируем:

$$\left(\frac{1}{x} + \frac{1}{K-x}\right)dx = rdt$$

$$\ln x - \ln(K-x) = rt + \ln C.$$

Переходя от логарифмов к переменным, получим:

$$\frac{x}{K-x} = Ce^{rt}.$$

Здесь C – произвольная постоянная, которая определяется начальным значением численности x_0 :

$$x(t=0) = x_0;$$

$$C = \frac{x_0}{K-x_0}.$$

Подставим это значение C в предыдущую формулу:

$$\frac{x}{K-x} = \frac{x_0}{K-x_0} e^{rt}.$$

Отсюда получим решение – зависимость численности от времени:

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

График функции при разных начальных значениях численности популяции представлен на рис. 1.2.

Если начальное значение $x_0 < K/2$, кривая роста имеет точку перегиба. Если $x_0 > K$, численность со временем убывает.

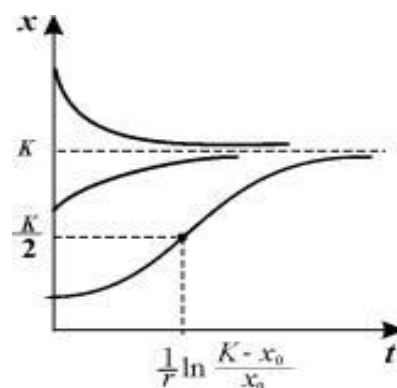


Рис. 1.2. Динамика численности в логистической модели

1.3. РАЗРАБОТКА ИМИТАЦИОННЫХ МОДЕЛЕЙ В СРЕДЕ MS EXCEL

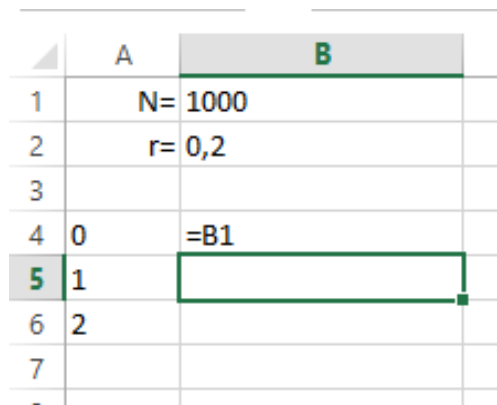
Создадим в MS Excel имитационную модель, описывающую экспоненциальный рост. Дальнейшие примеры приводятся для работы с русскоязычной версией Excel из Microsoft Office версия 10; использование иных версий Excel может иметь свои особенности.

Создадим файл Excel. Прежде всего зададим ячейки, в которые мы будем вводить основные параметры (рис. 1.3).

В ячейках A1 и A2 указаны обозначения начальных величин. В соответствующих ячейках столбца B введем значения этих параметров. В столбце A (отступив некоторое место), введем шкалу времени. Для этого достаточно ввести цифры 0 и 1, выделить их курсором, поместить курсор в правый нижний угол образовавшегося блока и воспользоваться маркером заполнения. Excel заполнит требуемую область продолжением заданной арифметической прогрессии. В столбце B разместим имитацию экспоненциального роста. В ячейке, соответствующей началу имитации, введем формулу =B1. В ячейку B5 введем формулу =B4+B4*B\$2, далее растянем вычисления по формуле на ячейки B6, B7 и т.д. Получим простейшую имитационную модель (рис.1.4).

Внесем в модель, созданную на предыдущем этапе, еще один столбец, соответствующий логистическому росту (рис. 1.5). В ячейку C9 введем формулу {=C8+C8*B\$3*(B\$5-C8)/B\$5} и растянем на последующие ячейки столбца B.

Построенная имитационная модель имеет несколько очень серьезных отличий от реальной действительности.



	A	B
1	N=	1000
2	r=	0,2
3		
4	0	=B1
5	1	
6	2	
7		

Рис. 1.3. Ввод начальных данных для экспоненциальной модели

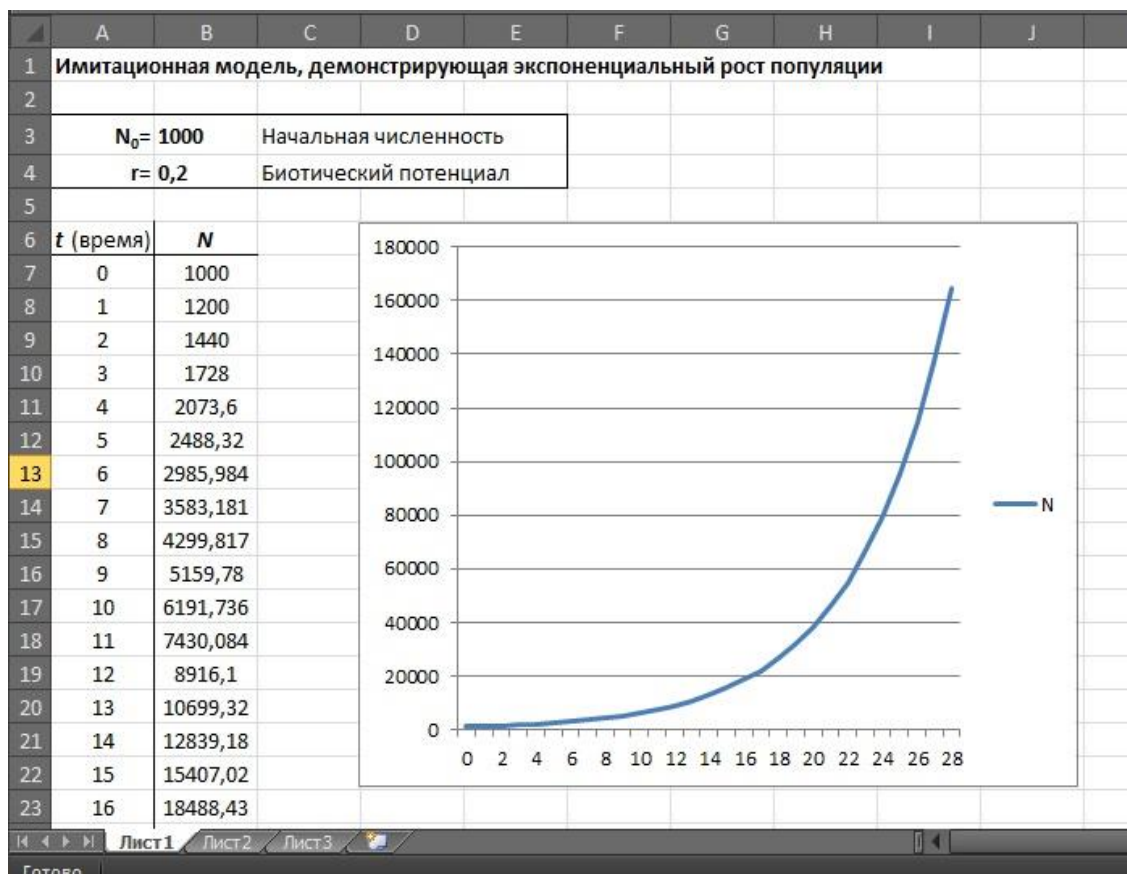


Рис. 1.4. Внешний вид готовой модели

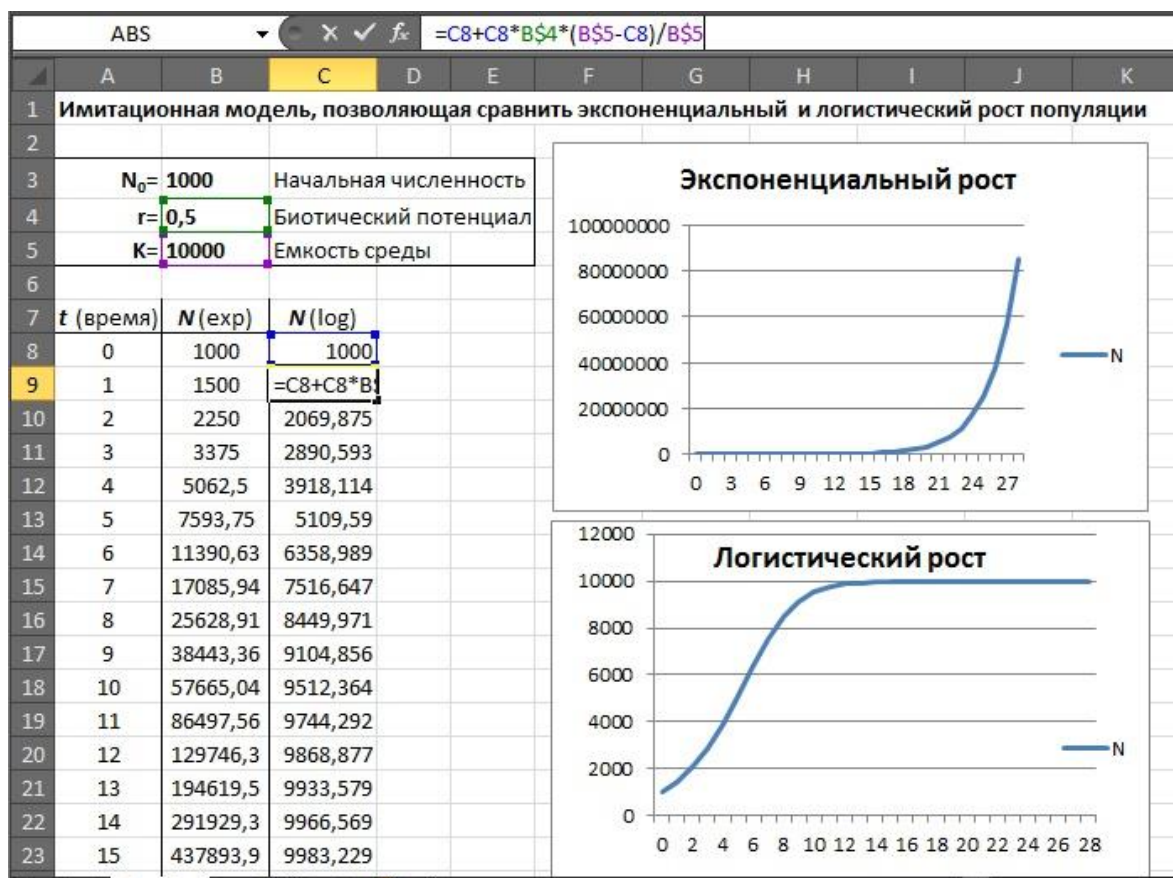


Рис. 1.5. Логистический и экспоненциальный рост

1.4. УЧЕТ СМЕРТНОСТИ В ОПРЕДЕЛЕННОМ ВОЗРАСТЕ

В действительном мире особи не только рождаются, но и гибнут. В экспоненциальной модели учет смертности будет не столь обоснован, как в логистической. Экспоненциальная модель построена на утверждении $dN/dt=rN$. Мы можем отдельно рассмотреть рождаемость и смертность и написать, что $dN/dt=bN-dN$. В таком случае мы просто можем считать, что $r=b-d$.

В логистической модели мы принимаем наличие рождаемости, зависящей и от численности потенциальных родителей и от количества доступного ресурса. На самом деле, смертность тоже должна зависеть от наличествующего ресурса. Кроме того, у разных видов вероятность смерти в течение онтогенеза изменяется по-своему, отражая особенности жизненного цикла. Фактически логистическую зависимость можно получить, приняв предположение о рождаемости, которая зависит только от численности потенциальных родителей и о смертности, которая зависит от доступного ресурса.

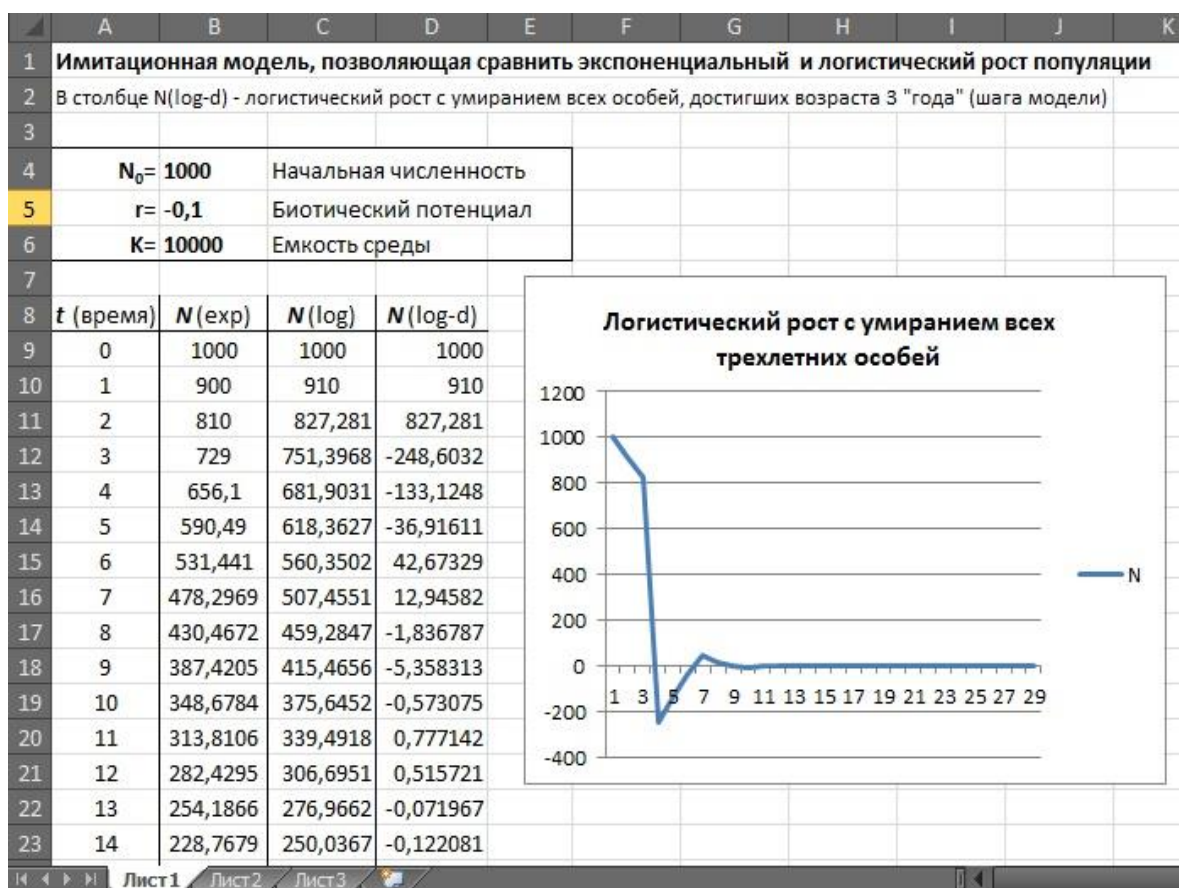


Рис. 1.6. Имитационная модель с учетом вымирания на 4-м шаге

Предположим, потенциальный рост популяции соответствует логистической модели, но на каждом шаге в популяции гибнут особи, родившиеся определенное время назад (например три шага назад). Кроме того, примем, что на начальном

шаге появляются новорожденные особи, которые будут умирать только на четвертом шаге. Добавляем вычисления в столбец D. В ячейку D9 вводим формулу $=B4$, в ячейку D10: $=D9+D9*B\$2*(B\$6-D9)/B\$6$, в ячейку D11: $=D10+D10*B\$2*(B\$6-D10)/B\$6$, в ячейку D12: $=D11+D11*B\$2*(B\$6-D11)/B\$6-D9$ и растягиваем формулу вниз по столбцу D. (рис.1.6). Обратите внимание: на определенном этапе (например на 9-м шаге) численность популяции становится отрицательной! Нужно сделать так, чтобы численность популяции в нашей модели не могла принимать отрицательные значения.

Для решения этой проблемы используем одну из функций Excel. Сейчас мы используем функцию ЕСЛИ. Предположим, в ячейке стоит $D10+D10*B\$2*(B\$6-D10)/B\$6$, напишем там $=ЕСЛИ((D10+D10*B\$2*(B\$6-D10)/B\$6)<0;0;D10+D10*B\$2*(B\$6-D10)/B\$6)$. Если результат вычисления для численности популяции окажется отрицательным, эта функция подставит вместо него 0; в противном случае результат останется без изменений.

Результаты округлим до целых с помощью функции $=ОКРУГЛВНИЗ(ЕСЛИ((D10+D10*B\$2*(B\$6-D10)/B\$6)<0;0;D10+D10*B\$2*(B\$6-D10)/B\$6))+СЛЧИС(;;)$. Результат представлен на рис. 1.7.

1.5. МОДЕЛЬ УЧЕТА СМЕРТНОСТИ В РЕЗУЛЬТАТЕ КОНКУРЕНЦИИ

Рассмотрим еще одну простую модель. Зададим в ней два пола, три поколения и смертность в результате конкуренции, когда численность превышает емкость среды (это не логистический рост, а экспоненциальный, который "обрезается" каждый раз, когда численность населения превышает емкость среды).

Замечание. При создании этой модели используем две возможности, которые мы еще не применяли. Во-первых, для тех ячеек, где мы вводили исходные данные, используем имена. Для этого достаточно щелкнуть на ячейке правой клавишей мыши, и Excel сам предложит вариант "Присвоить имя". Кстати, если в предыдущей ячейке стоит, к примеру, F'_0 , то для этой ячейки Excel автоматически предложит имя $F10$. Во-вторых, в качестве средств управления используем полосы прокрутки. Это одна из разновидностей элементов управления, предусмотренных Excel. Для того, чтобы можно было вставить в файл полосу прокрутки и другие элементы управления, надо сделать доступной панель "Разработчик". Надо пройти по пути "Файл"/"Параметры"/"Настройка ленты". В правой части окна станет доступен список "Основные вкладки". В нем надо поставить галочку напротив меню "Разработчик". В верхнем меню появится опция "Разработчик". В ней нужно выбрать диалог "Вставить", а в том — элемент управления формы "Полоса прокрутки". Вначале она будет вертикальной; перетаскивая мышью маркеры, расположенные в ее углах, можно сделать полосу горизонтальной. Щелкнув на полосе прокрутки правой кнопкой мыши и выбрав пункт "Формат объекта", можно указать, какой ячейкой будет управлять эта

полоса, какие граничные (минимальное и максимальное) значения она будет задавать, а также с каким шагом будет изменяться значение при перемещении движка.

В информационном блоке даны короткие пояснения относительно работы модели.

В блоке ввода начальных данных — шесть ячеек, пояснения к которым видны на рис. 1.8, а присвоенные им имена (сверху вниз) таковы: F^1_0 , M^1_0 , K, b_{II} , b_{III} и F/M. Вывод результатов представлен обычным графиком, а структуру поля для расчетов подробно проанализируем:

- В столбце A представлены шаги модели ("год"). Первая строка расчетов — нулевая, $A17=0$. Вторая строка расчетов и все последующие ("растянутые" из ячейки A18) содержат простейший счетчик: $A18=A17+1$.
- В столбце B указывается численность самок первого года — FI. Формулы в ячейках таковы: $B17= F10$, $B18=ОКРУГЛВНИЗ(S17/2+СЛЧИС());$; все последующие ячейки столбца получены из B18 "растягиванием". Смысл этой формулы прост. В ячейке S17 указано количество потомства, появившегося на предыдущем шаге модели. Половина этого количества — самки. Округление (важное в том случае, если появляется нечетное количество потомков) носит вероятностный характер.
- В столбце C указывается численность самок второго года — FII. Формулы в ячейках таковы: $C17=0$ (по условиям все особи в начале работы модели относятся к первому возрасту), $C18=I17$; все последующие ячейки столбца получены из C18 "растягиванием". В ячейке I17 указывается численность самок первого возраста, которые жили в системе год назад (после сокращения численности). Теперь они достигли второго возраста.
- Аналогичные формулы введены в столбец D, где указывается численность самок третьего года — FIII. Формулы в ячейках таковы: $D17=0$, $D18=0$ (третьегодки не успевают появиться и через год), $D19=J18$; все последующие ячейки столбца получены из D19 "растягиванием". Объяснение этой формы аналогично предыдущему случаю — это численность самок предыдущего возраста годом раньше.
- Формулы в столбце E, где указывается численность самцов первого года, MI, аналогичны таковым в столбце B; то же относится к двум последующим столбцам: F аналогичен C, а G аналогичен D.

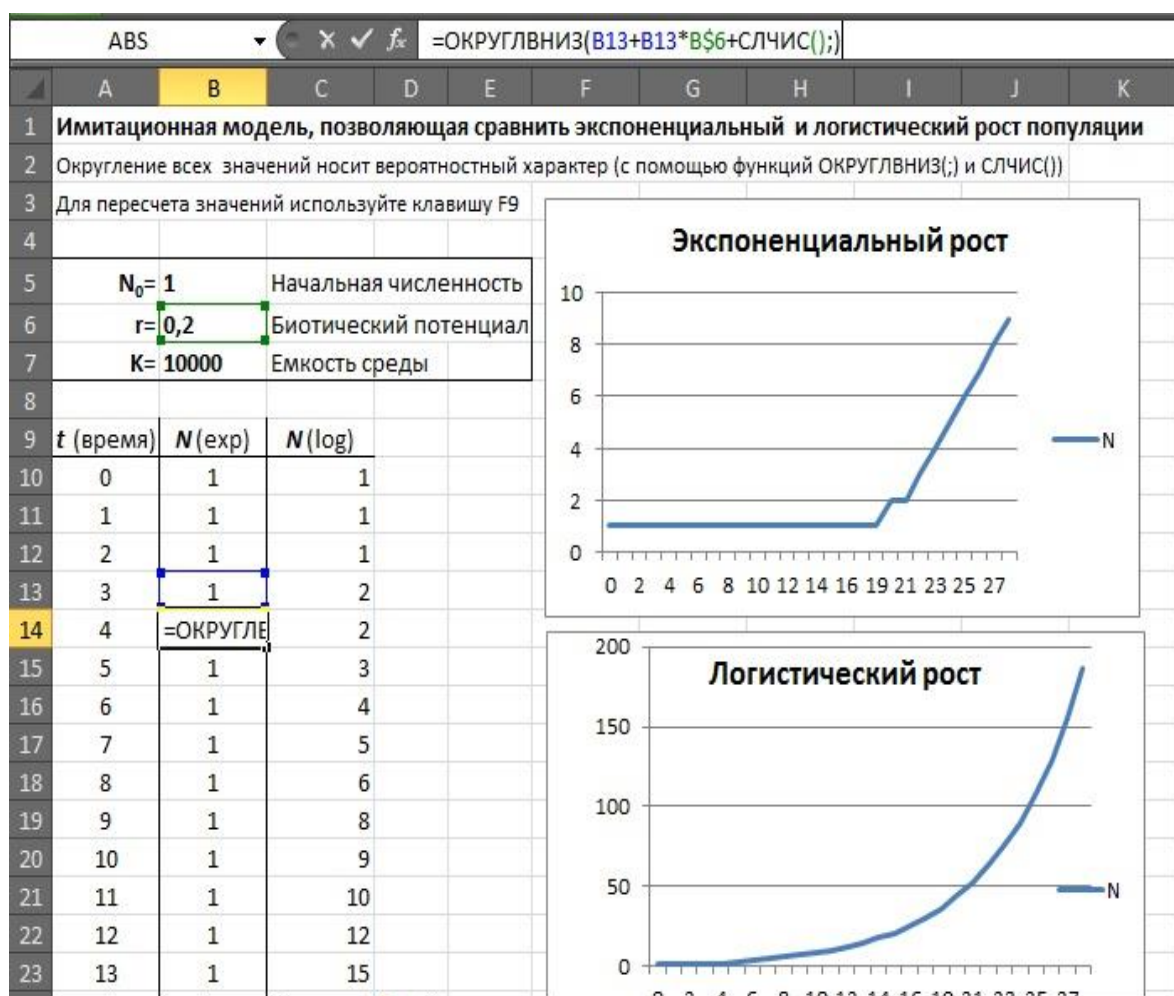


Рис. 1.7. Округление результатов моделирования до целых значений

- В столбце $N(\Sigma)$ указывается общая численность всех особей; $N17=\text{СУММ}(B17:G17)$.
- В столбцах I – N численность всех возрастных классов пересчитывается после сравнения K. Их обозначения аналогичны таковым для столбцов B - G, но к названию добавляется тильда: $\sim FI$ и так далее. Для пересчета используются формулы, аналогичные следующей:
 $I17=\text{ОКРУГЛВНИЗ}(\text{ЕСЛИ}(\$N17>K;B17*K/\$N17;B17)+\text{СЛЧИС}());$. В функции ЕСЛИ определяется, выполняется ли условие $N17>K$, то есть превышает ли суммарная численность особей емкость среды. Если не превышает, сокращение не производится. Если превышает, численность всех групп сокращается пропорционально, домножается на величину $K/N17$, то есть на разность от деления емкости среды на имеющуюся численность. К примеру, если численность особей превосходит емкость среды в два раза, то $K/N17=1/2$ и численность всех групп особей уменьшается вдвое.

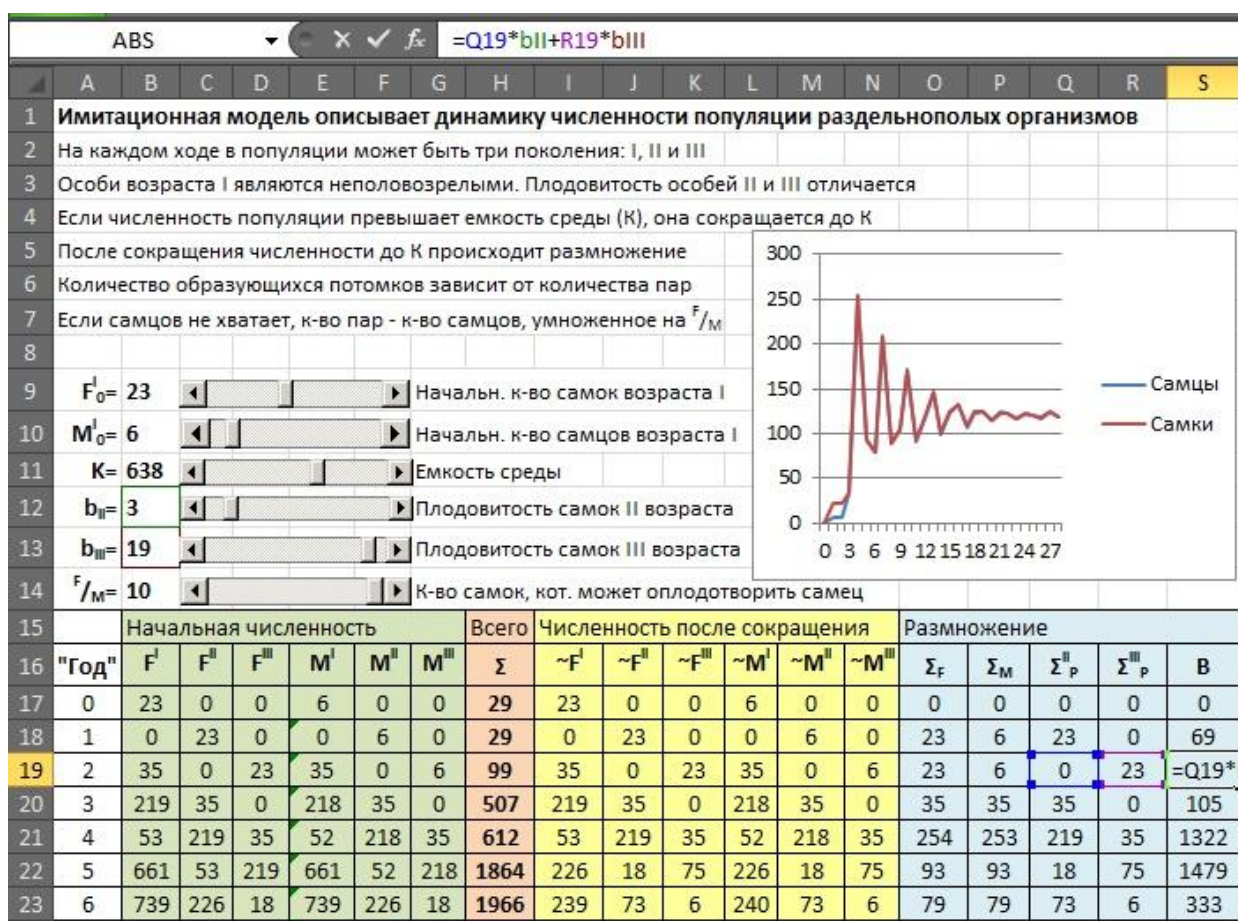


Рис. 1.8. Имитационная модель динамики численности для двух полов и трех поколений

- В столбцах O и P происходит вычисление общего количества половозрелых самок и самцов, ΣF и ΣM соответственно. Формулы очень просты: $O17 = \text{СУММ}(J17:K17)$ и $P17 = \text{СУММ}(M17:N17)$, то есть складывается численность половозрелых самок и самцов всех возрастов.
- В столбцах Q и R вычисляется количество пар с самками второго и третьего возрастов, ΣII_p и ΣIII_p соответственно. В данном случае предусмотрено, что самцов может "не хватать", и вычисления проводятся так:
 $Q17 = \text{ЕСЛИ}(P17=0;0;\text{ОКРУГЛВНИЗ}(\text{ЕСЛИ}(O17/P17 > F_M; P17 * F_M * J17 / O17; J17)))$
и
 $R17 = \text{ЕСЛИ}(P17=0;0;\text{ОКРУГЛВНИЗ}(\text{ЕСЛИ}(O17/P17 > F_M; P17 * F_M * K17 / O17; K17)))$.
Первая из функций ЕСЛИ предохраняет от деления на 0, поскольку далее необходимо делить численность самок на численность самцов. Если самцов в популяции нет, то и пар нет. Если самцы есть, то надо определить, достаточно ли их количество для того, чтобы они покрыли всех самок. Если отношение числа самок к числу самцов меньше величины F_M , то

численность пар с самками второго возраста равна численности самок второго возраста, а численность пар с самками третьего возраста равна численности самок третьего возраста. Если самцов недостает (надо сказать, что при предусмотренных в модели условиях это может произойти только на самом первом этапе, если задать избыток самок и недостаток самцов), то численность пар самок обоих возрастов сокращается пропорционально наличествующему количеству самцов:

$\text{количество_самок} \bullet \text{границное_отношение_самок_к_самцам} \bullet \text{количество_самок_соответствующего_возраста} / \text{количество_самцов},$

или для самок второго возраста, $P17 \cdot F_M \cdot J17 / O17$.

- в столбце S вычисляется количество потомства. Для этого к произведению количества пар с самками второго возраста на плодовитость самок второго возраста следует добавить произведение количества пар с самками третьего возраста на плодовитость самок третьего возраста $S17\{=Q17 \cdot bII + R17 \cdot bIII\}$. После этого все вычисления данного года закончены, можно переходить к следующему году и выполнять ту же последовательность действий опять.

1.6. АНАЛИЗ ПОСТРОЕННОЙ МОДЕЛИ

Проанализируем некоторые аспекты полученной модели. Как видно из рис. 1.8, при некоторых сочетаниях значений входных величин в модели возникают угасающие биения. Важно понять, что является их причиной. Какие сочетания входных коэффициентов порождают эти биения? Чем отличаются ситуации в их минимумах и максимумах?

Можно ли вычислить соотношение, изменение которого вызывает биения численности? Можно ли построить график такой величины? Можно ли наложить график такой величины на график динамики численности?

Какие упрощения, принятые при построении данной модели, были наиболее существенными? Вероятно, самое серьезное упрощение (тесно связанное с причиной биений) состоит в том, что смертность при превышении емкости среды для всех возрастных классов оказывалась одинаковой. Второе серьезное упрощение состоит в том, что численность популяции растет без какого-либо замедления, пока не достигает емкости среды, а потом год за годом резко срезается на этом уровне.

Исходя из сказанного становится ясным направление дальнейшего усложнения полученной модели и приближения ее к действительности. Надо ввести отдельные показатели смертности (и, возможно, конкурентоспособности) для разных возрастных классов (и, вероятно, разных полов). Надо усложнить механизм конкурентного сокращения численности.

Прежде все можно убедиться, что эти колебания оказываются тем сильнее, чем большей будет разница в плодовитости между особями второго и третьего возраста. При равной плодовитости двух возрастов численность популяции быстро устанавливается на определенном уровне. Можно убедиться, что колебания численности сопровождаются изменением соотношений между количеством поколений.

Ниже показан скрин модели (рис.1.9), в которой справа от области вычислений вынесен расчет соотношения численности поколений на протяжении четырех лет. Эта же информация представлена на гистограмме.

Как легко убедиться по рис. 1.9, на четвертом году появляется много потомков (в основном от самок второго возраста). Численность популяции намного превосходит емкость среды и претерпевает резкое сокращение, при этом численность всех поколений сокращается в равной мере; тем не менее относительно многочисленное поколение самок второго возраста на 4-м году превращается в заметное количество самок третьего года на 5-м году. Потомства по-прежнему много, и следующее сокращение численности приводит к тому, что на 6-м году остается совсем немного производителей. Потомства немного, но зато и прореживание в результате конкуренции оказывается менее интенсивным.

Насколько реалистично предположение, что особи всех возрастов в равной степени исчерпывают ресурсы среды и имеют равные шансы на выживание в случае конкурентного сокращения численности? Скорее всего это очень грубое приближение.

Попробуем сделать нашу модель реалистичнее. В рассмотренном нами варианте смертность зависит от численности популяции (и одинакова для всех возрастов), а рождаемость - не зависит. Попробуем реализовать иной вариант: тот, в котором смертность не связана с численностью популяции (но различна для разных возрастов и полов), а рождаемость связана.

Обратите внимание: задавать смертность (или обратную ей величину — выживаемость) можно по-разному. Возьмем следующий вариант. Смертность 0,2

означает, что на каждом шаге гибнет 20 % особей. Такой смертности соответствует выживаемость 0,8.

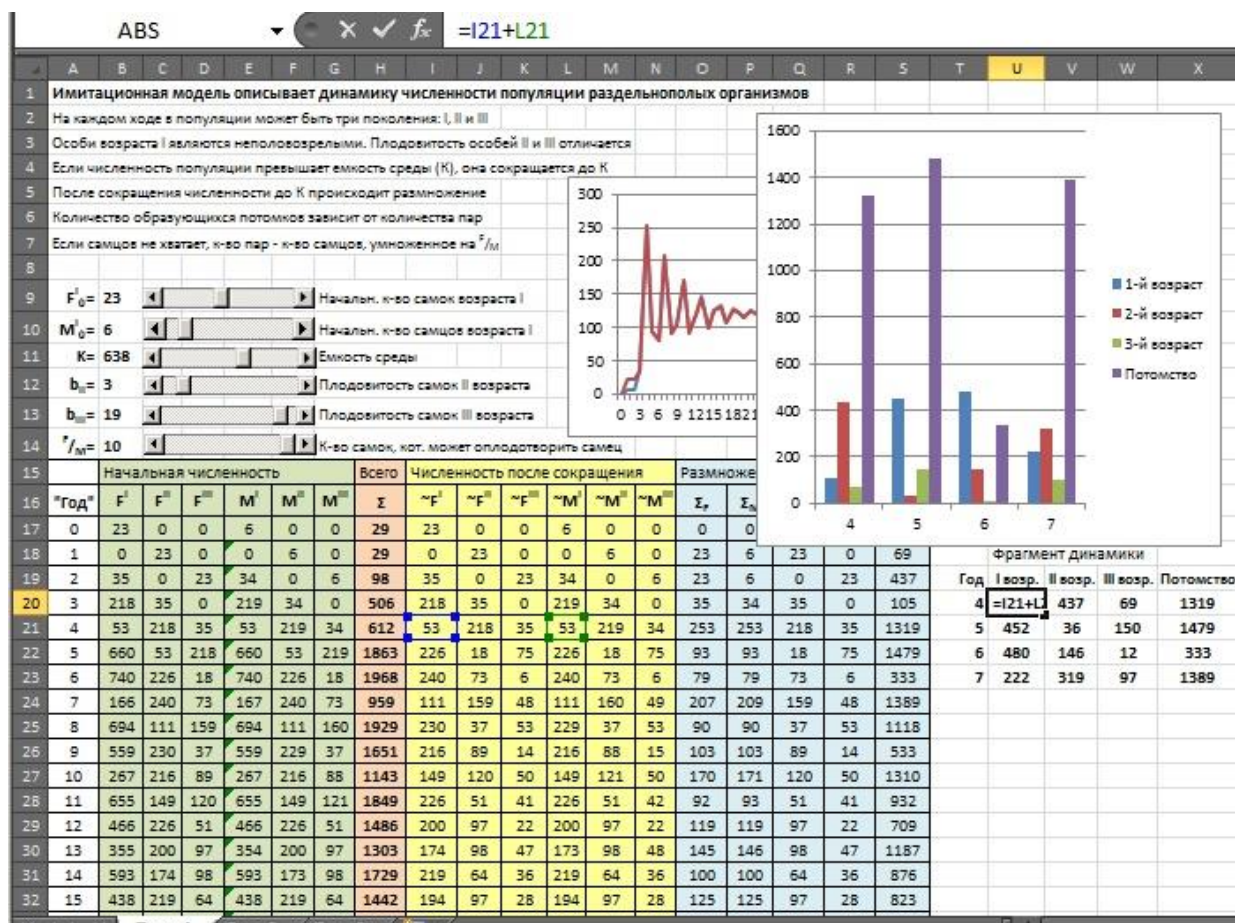


Рис. 1.9. Скрин модели с гистограммой и динамикой развития

1.7. ЗАДАНИЕ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ

Перестроить предыдущую модель следующим образом. В число входных данных моделей ввести показатели выживаемости для каждой из шести рассматриваемых в модели групп. Так, v^{FI} — это доля самок первого возраста (потомства на предыдущем шаге модели), которые сохранятся после сокращения численности. Аналогично следует определить v^{FII} , v^{FIII} , v^{MI} , v^{MII} и v^{MIII} . Поскольку полоса прокрутки не позволяет задавать дробные значения, следует использовать просто ячейки, значения в которых будут редактироваться вручную. Самостоятельно подумать, какие значения коэффициентов выживаемости (и, что еще важнее — какие соотношения между этими коэффициентами) можно считать правдоподобными.

Комментарии к решению:

Численность представителей всех групп после сокращения (желтые ячейки в модели) следует вычислять так: $\sim F^I = F^I * v^{F^I}$ (используются те же обозначения, что и в столбцах предыдущей модели).

В предыдущей версии модели общая численность особей (Σ) вычислялась до сокращения численности (так как эта величина использовалась при таковом сокращении). Теперь надо вычислять ее после сокращения, то есть $\Sigma = \sim F^I + \sim F^{II} + \sim F^{III} + \sim M^I + \sim M^{II} + \sim M^{III}$.

Способы вычисления Σ_F и Σ_M (общего количества половозрелых самцов и самок), а также Σ_{II}^P и Σ_{III}^P (количество приплодов от самок второго и третьего возрастов) можно не изменять. Осталось понять, как следует вычислять количество потомков.

Если существующее количество особей в сумме с расплодом не достигает K , должен сохраняться весь приплод. Если превышает — он должен обрезаться так, чтобы суммарная численность достигала K . Сделать это можно с помощью следующей формулы (использую комбинированную запись — формулу с символьным обозначением величин, но в сочетании с функциями Excel): **$B = \text{ОКРУГЛВНИЗ}(\text{ЕСЛИ}((\Sigma + \Sigma_{II}^P * b_{II} + \Sigma_{III}^P * b_{III}) < K; \Sigma_{II}^P * b_{II} + \Sigma_{III}^P * b_{III}; K - \Sigma) + \text{СЛЧИС}());$**

Можно убедиться, что популяция в этой модели достаточно быстро достигает постоянной численности и устойчивого соотношения возрастных групп. Но это не означает, что такая модель не нуждается в совершенствовании.

На предпоследнем этапе работы с моделью, описанной на предыдущих страницах, ее можно перестроить, учитывая разное потребление ресурсов представителями разных половозрастных групп. Правда же, не бывает так, чтобы новорожденный ребенок потреблял столько же ресурсов, сколько взрослая самка (женщина) или взрослый самец (мужчина)?

Итого, емкость среды надо определять не как ограничение численности особей (Σ), а как ограничение их суммарной потребности в ресурсах (U). Для этого надо задать потребности в ресурсах для каждой половозрастной категории (вероятно, для самок и самцов первого возраста она должна быть одинаковой: u_I). Затем надо вычислять суммарную потребность в ресурсах всей популяции на момент размножения. В качестве первого шага можно считать, что на свет появится столько особей, на сколько хватит свободных ресурсов. Впрочем, при этом размножение будет происходить только в том случае, если увеличение

потребности в ресурсах со взрослением не будет перекрывать результат от гибели части особей вследствие неполной выживаемости.

При определении численности потомков на каждом шаге модели можно рассмотреть следующие три случая:

- $U \geq K$, - потребность в ресурсах уже имеющихся лягушек превосходит емкость среды. Приплода нет.
- $U < K$, но $(U + B \cdot ul) \geq K$, - для имеющихся особей ресурсов достаточно, но если к имеющимся особям прибавить все возможное потомство, ресурсов хватать не будет. В этом случае количество потомства определяется как $(K - U)/ul$.
- $(U + B \cdot ul) < K$, - ресурсов хватает и для имеющихся особей, и для всех их возможных потомков. В таком случае приплод определяется количеством потенциальных родителей и их плодовитостью.

II. МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ СИСТЕМЫ «ХИЩНИК – ЖЕРТВА»

Динамика популяций описывается моделью «хищник – жертва» Лотки – Вольтерра, в которой исследуется взаимодействие хищников и их добычи (жертв) при достаточно общих предположениях.

Предположим, что между особями одного вида (хищниками) нет соперничества. Пусть x_1, x_2 - число жертв и хищников соответственно. В отсутствие хищников $x_2 = 0$ относительный прирост жертв происходит с постоянной скоростью a ($a > 0$). Наряду с этим жертвы несут потери, пропорциональные количеству хищников с коэффициентом пропорциональности b ($b > 0$).

В свою очередь рост популяции хищников зависит от количества пищи (жертв) x_1 , и при отсутствии пищи ($x_1 = 0$) относительная скорость изменения (убывания) популяции хищников равна c ($c > 0$). При наличии пищи x_1 скорость убывания хищников компенсируется пропорционально количеству жертв с коэффициентом пропорциональности d ($d > 0$).

Используя физический смысл производной как скорости изменения переменной и условия задачи, имеем для относительной скорости прироста жертв

в отсутствие хищников $\frac{x_1'}{x_1} = a$ и при их наличии $\frac{x_1'}{x_1} = a - bx_2$. Аналогично для

хищников имеем для относительной скорости их прироста, а фактически убывания

$\frac{x_2'}{x_2} = -c$ в отсутствие пищи и $\frac{x_2'}{x_2} = -c + dx_1$ при наличии пищи. Объединяя оба уравнения, получаем систему нелинейных уравнений, соответствующую модели Лотки – Вольтерра:

$$\begin{cases} x_1' = (a - bx_2)x_1, \\ x_2' = (-c + dx_1)x_2. \end{cases}$$

Математическая модель системы «хищник – жертва» – модель Лотки – Вольтера – позволяет провести качественный анализ данной экологической системы.

Ниже приведен фрагмент рабочего документа MATLAB Simulink (рис. 2.1), содержащий графики решения данной системы нелинейных уравнений и фазовый портрет системы при $a=4$; $b=2,5$; $c=2$; $d=1$; $x_2(0) = 1$.

Для построения модели систему уравнений Лотки – Вольтерра перепишем в ином виде, обозначив: $x = x_1$, $y = y_1$:

$$\begin{aligned} x &= \int x(a - by)dt + x(0), \\ y &= \int -y(c - dx)dt + y(0). \end{aligned}$$

Рассмотрим подробно, как составляется компьютерная модель для первого уравнения. Видим, что переменная получается в результате интегрирования некоторого выражения. Следовательно, модель должна содержать интегратор (блок Integrator1, см. рис. 2.1), постоянная интегрирования которого должна соответствовать $x(0)$. Начальное условие подается от блока Constant через сумматор на Integrator1. На выходе интегратора получим $x(t)$, а на вход интегратора должен поступать сигнал, соответствующий подынтегральной функции. Подынтегральная функция представляет произведение двух сомножителей, следовательно, сигнал на интегратор пойдет с блока произведения. В данном случае не имеет значения, какой из блоков, Dot Product или Gross Product, мы будем использовать. На вход блока произведения (Dot Product) поступают сомножители: $x(t)$, $(a - by)$. Второй сомножитель $(a - by)$ представляет собой алгебраическую сумму, поэтому необходимо использовать сумматор (Sum1 на рис. 2.1).

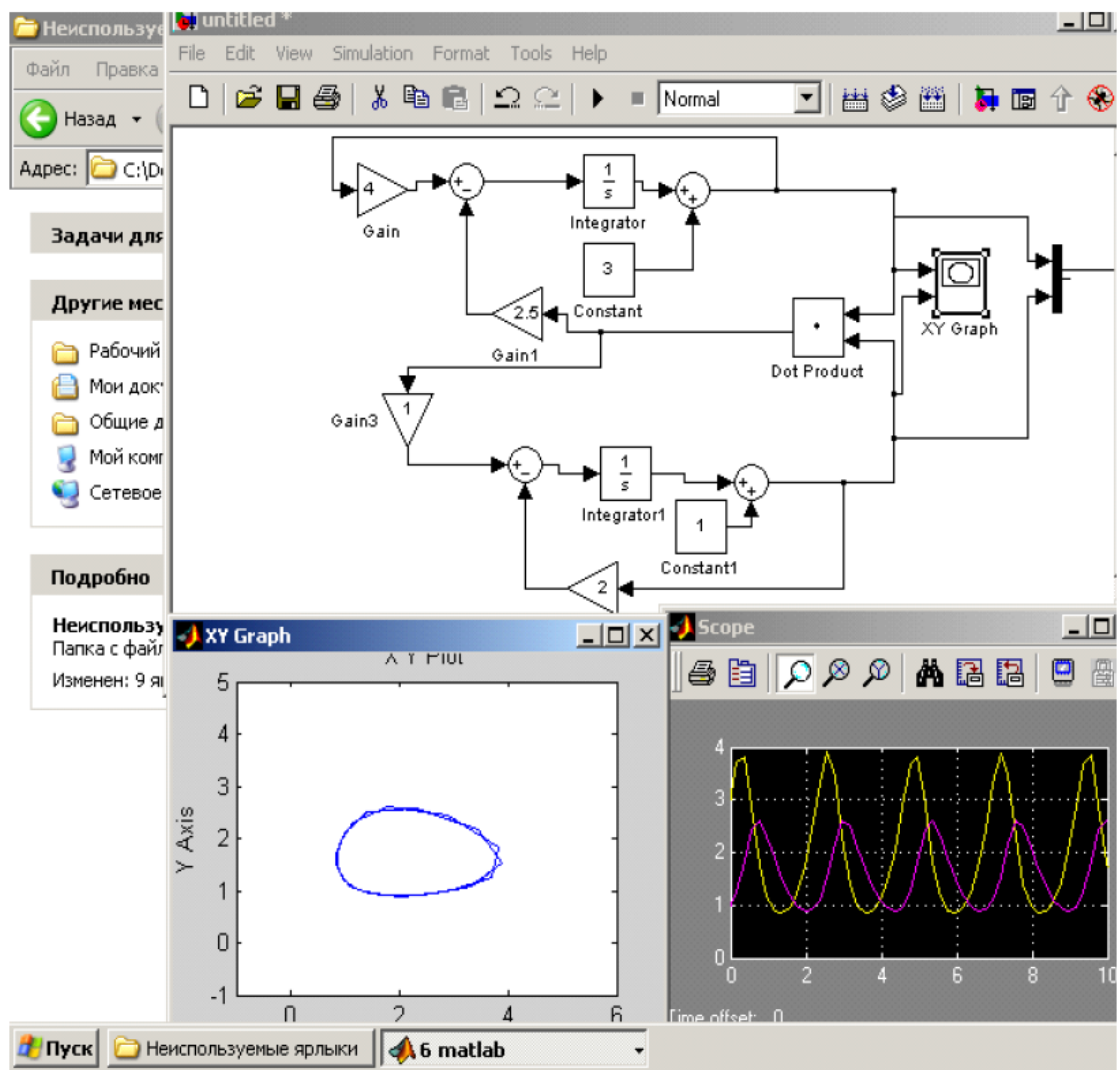


Рис. 2.1. Модель "Хищник-жертва" в Simulink

Одно из слагаемых равно $a=const$, поэтому используем блок Constant, а другое – by , то есть равно произведению $b=const$ на функцию y . Значение b задаем блоком усиления Gain, на вход которого поступает сигнал $y(t)$ с выхода блока Integrator2. Аналогичным образом моделируется второе уравнение системы уравнений. Для отображения результата моделирования воспользуемся осциллографом Scope и графопостроителем XY Graph.

По результатам моделирования видим, что процесс носит колебательный характер. При заданном начальном соотношении числа особей обоих видов обе популяции вначале растут. Когда число хищников достигает величины $b=2.5$, популяция жертв не успевает восстанавливаться и число жертв начинает убывать. Уменьшение количества пищи через некоторое время оказывает влияние на популяцию хищников, а именно, когда число жертв достигает величины $x_1 = \frac{c}{a} =$

2, $x_2' = 0$, количество хищников идет на убыль. Сокращение популяций происходит до тех пор, пока численность хищников не достигнет величины $x_2 = \frac{a}{b} = 1,6$, $x_1' = 0$. С этого момента начинается рост популяции жертв. Через некоторое время пищи становится достаточно, чтобы обеспечить прирост хищников, обе популяции растут, и процесс будет циклически повторяться.

На графике виден периодический характер процесса. Количество жертв и хищников колеблется вокруг значений $x_1=2$, $x_2=1.6$ (дробное число не означает половину хищника или жертвы; величины измеряются в сотнях, тысячах и т. д.). Периодичность процесса видна и по фазовому портрету на фазовой плоскости: фазовая кривая $(x_1(t), x_2(t))$ – замкнутая линия (предельный цикл, устойчивый) (рис. 2.1). Самая левая точка этой кривой $x_2 = \frac{a}{b} = 1,6$ – это точка, в которой число жертв достигает наименьшего значения. Самая правая точка $x_1=4$, $x_2=1,6$ – это точка пика популяции жертв. Между этими точками количество хищников сначала убывает до нижней точки фазовой кривой $x_1 = \frac{c}{d} = 2$, где достигает наименьшего значения, а затем растет до верхней точки фазовой кривой $x_1=2$, $x_2=2,5$.

Фазовая кривая охватывает точку $x_1=2$, $x_2=1,6$. На языке дифференциальных уравнений это означает, что система имеет стационарное состояние $x_1' = 0$, $x_2' = 0$, которое достигается в особой точке $x_1=2$, $x_2=2,5$. Если бы в начальный момент система находилась в стационарной точке, то решения не изменялись бы во времени. Любое другое начальное условие приведет к периодическому колебанию решений, так как нарушается условие $x_1' = 0$, $x_2' = 0$.

Неэллиптичность фазовой траектории свидетельствует о негармоническом характере колебаний. В системе устанавливаются нелинейные периодические, незатухающие колебания. Впервые такая задача возникла при изучении колебаний популяций рыб в Адриатическом море. Затем правильность модели проверялась на основании определения численности рысей и зайцев в Канаде. Отметим, что данная система уравнений имеет многочисленные другие приложения, среди которых: поведение конкурирующих фирм, рост народонаселения, изменение численности воюющих армий, изменение экологической обстановки, развитие науки и т. д.

III. МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЭПИДЕМИИ

3.1. ПОСТРОЕНИЕ ПРОСТЕЙШЕЙ МОДЕЛИ ЗАБОЛЕВАНИЯ

Будем считать, что основными действующими факторами инфекционного заболевания являются следующие величины:

- 1) Концентрация патогенных размножающихся антигенов $V(t)$.
- 2) Концентрация антител $F(t)$. Под антителами понимается основа (субстраты) иммунной системы, нейтрализующая антигены (иммуноглобулины, рецепторы клеток).
- 3) Концентрация плазматических клеток $C(t)$. Это популяция носителей и продуцентов антител (иммунокомпетентные клетки и иммуноглобулинопродуценты).
- 4) Относительная характеристика пораженного органа $m(t)$.

Переходим теперь к построению уравнений модели. *Первое уравнение* описывает изменение количества антигенов в организме:

$$dV = \beta V dt - \gamma F V dt \quad (3.1)$$

В этом уравнении левая часть dV описывает прирост антигенов за интервал времени dt за счет размножения. Кроме того, он пропорционален V и некоторому числу β , которое называется *коэффициентом размножения антигенов*.

Член $\gamma F V dt$ указывает на число антигенов, которые разрушают антитела F за промежуток времени dt . Число таких вирусов будет соразмерно как количеству в организме антител, так и количеству антигенов. γ - коэффициент, который связан с вероятностью антигена антителами при встрече с ними.

Разделим соотношение (3.1) на dt , приходим к уравнению:

$$\frac{dV}{dt} = (\beta - \gamma F) V \quad (3.2)$$

Уравнение (3.2) является вторым уравнением для описания роста плазматических клеток. Воспользуемся простейшей гипотезой формирования каскадных популяций плазматических клеток. Так как в данной модели к антителам относятся субстраты, которые могут связываться с антигенами, число лимфоцитов будет соразмерно VF . Приходим к соотношению, которое описывает рост плазматических клеток выше нормального уровня C^* - стабильным уравнением плазматических клеток в здоровом организме:

$$(C - C^*) = dC = Q(t - \tau) dt, \quad (3.3)$$

$$Q(t) = \alpha FV . \quad (3.4)$$

Подробное уравнение будет иметь вид:

$$dC = \alpha F(t - \tau)V(t - \tau)dt - \mu_c(C - C^*)dt. \quad (3.5)$$

В правой части первый член данного уравнения показывает генерацию плазмноклеток;

τ - время, в течение которого происходит образование каскада плазматических клеток;

α - коэффициент, который учитывает вероятность встречи антиген – антитело, инициирование каскадной реакции и число новообразующихся клеток.

Кроме того, в этой формуле второе слагаемое описывает снижение числа плазматических клеток за счет старения, μ_c - это коэффициент, который равен величине, обратной времени их жизни. Разделив соотношение (3.5) на dt , получаем уравнение:

$$\frac{dC}{dt} = \alpha F(t - \tau)V(t - \tau) - \mu_c(C - C^*). \quad (3.6)$$

Для *третьего уравнения* подсчитаем баланс числа антител, которые реагируют с антигеном. Будем исходить из соотношения:

$$dF = \rho Cdt - \eta \gamma FVdt - \mu_j Fdt , \quad (3.7)$$

ρCdt – описывает рождение антител плазматическими клетками за интервал времени dt ;

ρ - скорость создания антител одной плазматической клеткой;

$\eta \gamma FVdt$ - описывает снижение числа антител в интервале времени dt за счет связи с антигенами;

$\mu_j Fdt$ - описывает снижение популяции антител, обусловлено это устареванием, где μ_j – коэффициент, обратно пропорциональный времени распада антител.

Разделив (3.7) на dt , приходим к уравнению:

$$\frac{dF}{dt} = \rho C - (\mu_j + \eta \gamma V)F. \quad (3.8)$$

Построенные уравнения не учитывают снижения активности жизнедеятельности организма в процессе заболевания, связанного с ослаблением органов, которые обеспечивают поставку иммунологического материала:

лейкоцитов, лимфоцитов, антител и т.д., нужных для борьбы с репродуцированием антигенов. Примем гипотезу о том, что развитие таких органов связано с поражением органа-мишени. Введем с этой целью в рассмотрение уравнение для условной характеристики поражения органа - мишени. Пусть M – характеристика здорового органа (масса или площадь), а M' - соответствующая характеристика здоровой части пораженного органа. Введем для анализа величину m по формуле:

$$m = 1 - \frac{M'}{M} . \quad (3.9)$$

Это будет условная характеристика поражения органа-мишени. Для пораженного органа она, конечно, равна нулю, а для полностью пораженного – единице. Для этой характеристики рассмотрено четвертое уравнение:

$$\frac{dm}{dt} = \sigma V - \mu_m m . \quad (3.10)$$

В правой части первый член характеризует степень повреждения органа. Предположим, что за период времени dt увеличение условной величины пораженного органа соответствует количеству антигенов, которое описывается членом σV , где σ - некоторая константа, своя для какого-либо заболевания. Из-за регенеративной деятельности организма идет уменьшение этой характеристики. Этот элемент будет зависеть от m с коэффициентом пропорциональности μ_m , характеризующим обратную величину периода восстановления органа в e раз. Производительность выработки антител падает при полном поражении жизненно важных органов. Для организма это является гибелью и приводит к смерти. Далее идет следующая система нелинейных обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= (\beta - \gamma F)V, \\ \frac{dC}{dt} &= \xi(m)\alpha V(t - \tau)F(t - \tau) - \mu_c(C - C^*), \\ \frac{dF}{dt} &= \rho C - (\mu_j + \eta\gamma V)F, \\ \frac{dm}{dt} &= \sigma V - \mu_m m. \end{aligned} \quad (3.11)$$

К системе уравнений присоединим начальные данные при $t = t^0$. Начальные условия обычно для уравнений с запаздыванием приведены в интервале $[t^0 - \tau, t^0]$. Однако, биологический смысл описанных процессов до момента заражения

t^0 - вирусов в организме нет; $V(t)=0$ при $t < t^0$, и поэтому начальные условия можно задать в точке t^0 . В будущем, когда речь будет идти о начальных условиях для уравнений такого типа, заданное значение в точке означает, что $V(t)=0$ при $t < t^0$. Имеем:

$$\begin{aligned} V(t^0) &= V^0, \quad C(t^0) = C^0, \\ F(t^0) &= F^0, \quad m(t^0) = m^0. \end{aligned} \quad (3.12)$$

Систему уравнений (3.11) с начальными данными (3.12) назовем *простейшей математической моделью заболевания*.

Роль коэффициентов, входящих в систему, подробно описана выше, а их значения при различных формах заболеваний приведены в табл.3.1.

Как видно из табл.3.1, при переходе от одной стадии болезни к другой меняются коэффициенты. В связи с этим представляет значительный интерес построение численных методов решения нелинейных уравнений иммунологии с коэффициентами, зависящими от времени.

В модели присутствует объединенная популяция иммунокомпетентных и антител образующих клеток $C(t)$. Если нет никаких вирусов в организме $C(t) = C^* > 0$, т.е. C^* по сути дела является нормальным уровнем иммунокомпетентных клеток в здоровом организме, но если такие клетки отсутствуют, т.е. $C^* = 0$, то организм является невосприимчивым по отношению данному антигену.

Тем не менее, может быть так, что организм не имеет никакой информации о данном антигене и, таким образом, иммунокомпетентных клеток против него нет. В таких случаях возможно, что участие в реакции иммунокомпетентных клеток с подобными рецепторами, которые способны индуцировать иммунный ответ против этого антигена. Более тонкие пусковые механизмы иммунной реакции можно отнести к более сложным математическим моделям.

Таблица № 3.1

Коэффициенты различных форм заболевания

Параметр	Значения при различных формах заболевания				Размерность
	Субклиническая	Острая	Хроническая	Летальный исход	
1	2	3	4	5	6
β	8	2	1	2	сут ⁻¹
γ	10	0.8	0.8	0.8	$\frac{\text{мл}}{\text{част} * \text{сут}}$
α	10000	10000	1000	10000	$\frac{\text{клет} * \text{мл}}{\text{част} * \text{молек} * \text{сут}}$
μ_c	0.5	0.5	0.5	0.5	сут ⁻¹

1	2	3	4	5	6
ρ	0.17	0.17	0.17	0.17	$\frac{\text{молек}}{\text{клет} * \text{сут}}$
η	10	10	10	10	$\frac{\text{молек}}{\text{част}}$
μ_f	0.17	0.17	0.17	0.5	сут^{-1}
σ	10	10	10	700	$\frac{\text{мл}}{\text{част} * \text{сут}}$
μ_m	0.12	0.12	0.12	0.12	сут^{-1}
C^*	1	1	1	1	$\frac{\text{клет}}{\text{мл}}$
τ	0.5	0.5	0.5	0.5	сут

3.2. КАЧЕСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ ПРОСТЕЙШЕЙ МОДЕЛИ ЗАБОЛЕВАНИЯ

Общие результаты

Система уравнений (3.11) с начальными данными (3.12) описывает динамику генеративного развития инфекции на фоне иммунного ответа. Предположим, что все члены системы уравнений константы неотрицательны, что следует из их биологического смысла.

Теорема существования и единственности задачи (3.11), (3.12) открывает возможность использовать самую простую модель инфекционного заболевания для интерпретации клинических ситуаций.

В качестве примера рассмотрим случай разового заражения в момент времени $t_0=0$. Будем полагать, что начальное заражение равно $V^0 = 2,9 * 10^{-19}$ (моль/мл), а максимально возможная для данного антигена концентрация, после которой наступает смерть, равна $l = 10^{-12}$ (моль/мл). Положим $\beta = 3$, $\gamma = 0,8$, $\alpha = 10000$, $\mu_c = 0,5$, $\rho = 0,17$, $\eta = 10$, $\sigma = 700$, $\mu_f = 0,5$, $\mu_m = 0,12$.

Численный эксперимент показывает, что при лечении инъекциями при любой периодичности уколов наступает летальный исход на 120-122-м часе после заражения.

При проведении лечения капельницами (20 капельниц с нарастающей длительностью от 10 до 20 мин в течение 10 суток) происходит полное выздоровление.

3.3. РЕЗУЛЬТАТЫ ОСТРОЙ ФОРМЫ БОЛЕЗНИ

Представлена схема решений простейшей модели заболевания, интерпретируемых как возникновение острой формы болезни с восстановлением, в случае выздоровления организма с нормальной системой иммунитета.

Иммунологического барьера для патогенных микроорганизмов не существует. При острых формах характеризуются быстрое увеличение количества антигенов в организме, превышающее дозу заражения, и такое же быстрое удаление антигенов из организма. Такой характер течения болезни, обусловлен высокой репродуктивностью уровня антигена, что приводит во-первых к его быстрому накоплению в организме, во-вторых, - к сильному иммунному ответу и к достаточному образованию для удаления патогенных микроорганизмов из организма. Второе обстоятельство является следствием первого, когда пораженный орган оказывает незначительное влияние на эффективность работы иммунной системы.

В случае острой формы болезни величина «пика заболевания» не зависит от дозы инфекции, она определяется набором параметров модели. Доза инфекции влияет на момент достижения пика.

Кроме того, необходимо отметить, что при увеличении коэффициента поражения органа антителами острая форма переходит в хроническую форму. Это происходит потому, что при обширном поражении органа ухудшается общее состояние организма, вырабатывается меньше антител, чем нужно, этого не достаточно для полного выведения из организма. Невыведенная часть антигена начинает снова размножаться, и процесс возобновляется заново. Таким образом, возникает хроническая форма болезни, что приводит к серьезным повреждениям органа.

Дальнейшее увеличение коэффициента поражения σ нарушает устойчивость этого процесса, что приводит к тяжелой болезни с увеличением осложнений. Каждый раз новая вспышка инфекций еще больше поражает орган, что ослабляет иммунную реакцию. Это случается, когда иммунный ответ по разным причинам запоздал настолько, что в органе, подверженном действию вирусов или бактерий, произошли значительные патологические изменения и пораженный орган уже не обеспечивает нормальную работоспособность органов, ответственных за формирование иммунозначимых компонентов (Т- и В-лимфоцитов, лейкоцитов, интерферона, комплемента и т.д.). В конечном итоге это приводит к полному поражению органа и к смерти. С целью предотвращения перехода острой формы в тяжелую следует минимизировать патогенность антигенов.

ORIGIN := 1

$\beta := 3$ $\gamma := 0.8$ $\alpha := 10000$ $\mu c := 0.5$ $\rho := 0.17$

$\eta := 10$

$\mu f := 0.5$ $\sigma := 700$ μm := 0.12 $C1 := 1$

$\tau := 0.5$

$F1 := \rho \cdot \frac{C1}{\mu f}$

$$\underline{H(t, Q)} := \begin{bmatrix} (\beta - \gamma \cdot F1 - \gamma \cdot Q_3) \cdot Q_1 \\ -\mu c \cdot Q_2 \\ \rho \cdot Q_2 - (\mu f + \eta \cdot \gamma \cdot Q_1) \cdot Q_3 - \eta \cdot \gamma \cdot Q_1 \cdot F1 \\ \sigma \cdot Q_1 - \mu m \cdot Q_4 \end{bmatrix}$$

$$M := \text{rkfixed} \left[\begin{pmatrix} 2.9 \cdot 10^{-19} \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}, 0, 6, 150, H \right]$$

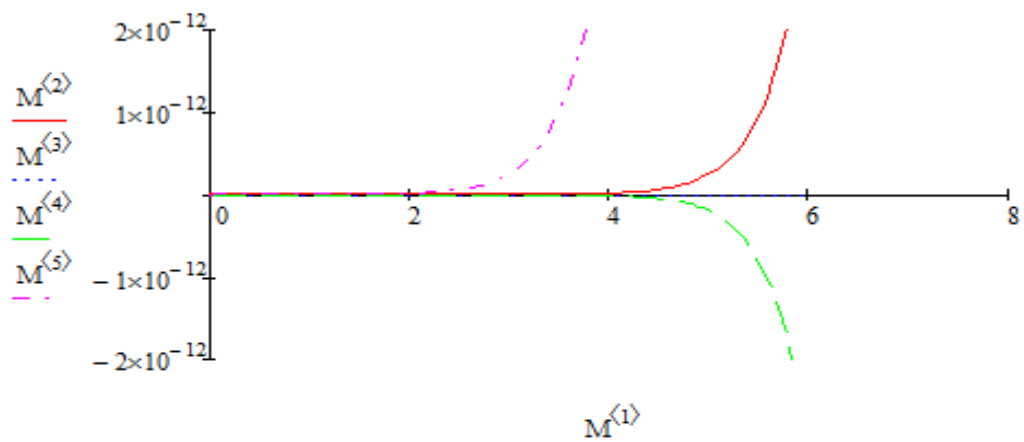


Рис. 3.1. Моделирование острой формы протекания заболевания

3.4. ЗАДАЧА ОБ ЭПИДЕМИИ

В городе с населением 20 000 человек (рис. 3.2) появляются 50 инфекционных больных, что вызывает эпидемию. Предположим, что прирост больных за день пропорционален произведению числа здоровых (еще не переболевших и не приобретших иммунитет) на число больных. Коэффициент пропорциональности Pr интегрирует разного рода меры профилактики. Если, к примеру, жители города будут носить марлевые повязки или сделают прививки, то этот коэффициент уменьшится. Возникают вопросы: как развивается эпидемия? Как изо дня в день меняется число больных?

Все это словесное описание модели эпидемии легко вмещается в Mathcad - документ (рис. 3.2) с двумя формулами, объединенными в вектор, что эквивалентно такой BASIC-конструкции:

For t = 1 **To** 13

Больные(t + 1) = $Pr \cdot \text{Больные}(t) \cdot \text{Здоровые}(t)$

Здоровые(t + 1) = $\text{Здоровые}(t) - \text{Больные}(t)$

Next

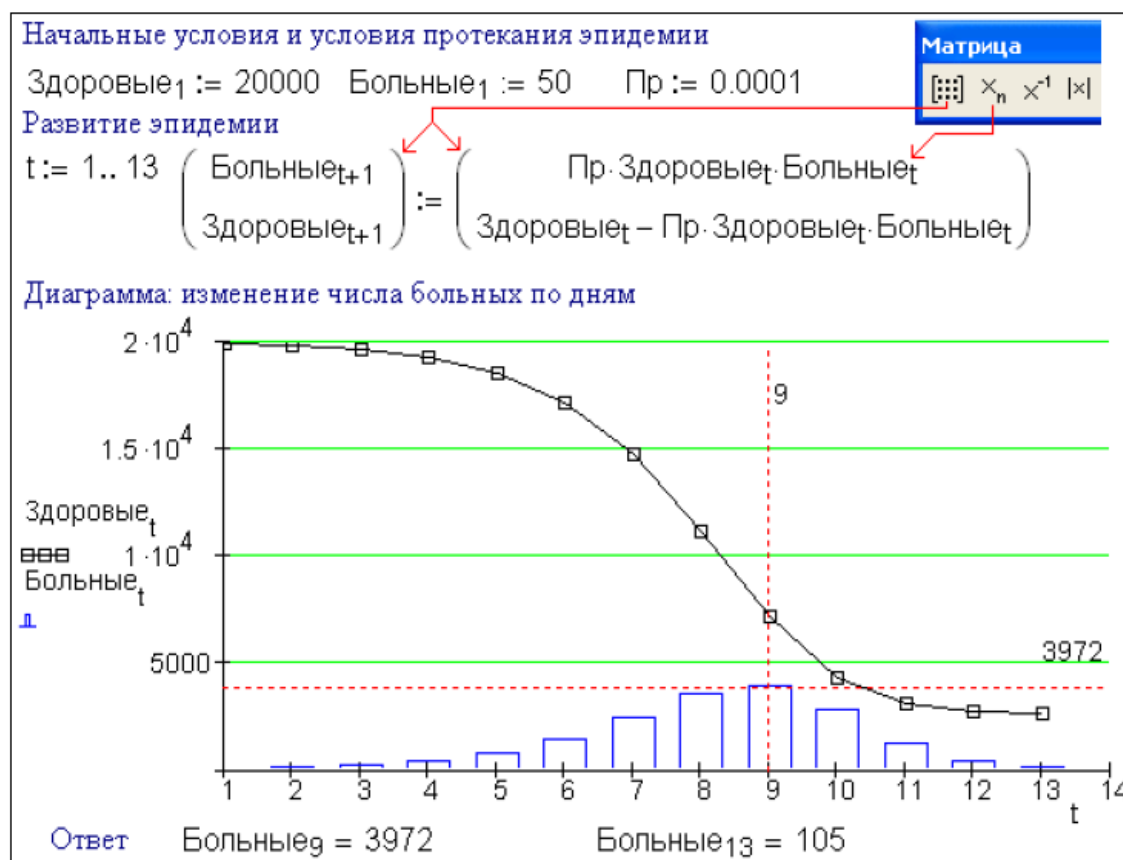


Рис. 3.2 Задача о эпидемии - разностная схема

Если бы два выражения на рис. 3.2 не были заключены в "векторные" скобки, то их выполнение сразу бы прерывалось сообщением об ошибке. Система Mathcad пытается бы сначала полностью заполнить вектор Больные, а уже потом — вектор Здоровые. Скобки изменяют порядок счета: он ведется не по строкам, а по столбцам: сначала заполняются вторые элементы векторов Больные и Здоровые (первые элементы заполняются в начальных условиях) 11, а потом - третьи и т. д. Скобки меняют естественный порядок выполнения операторов — они выполняются

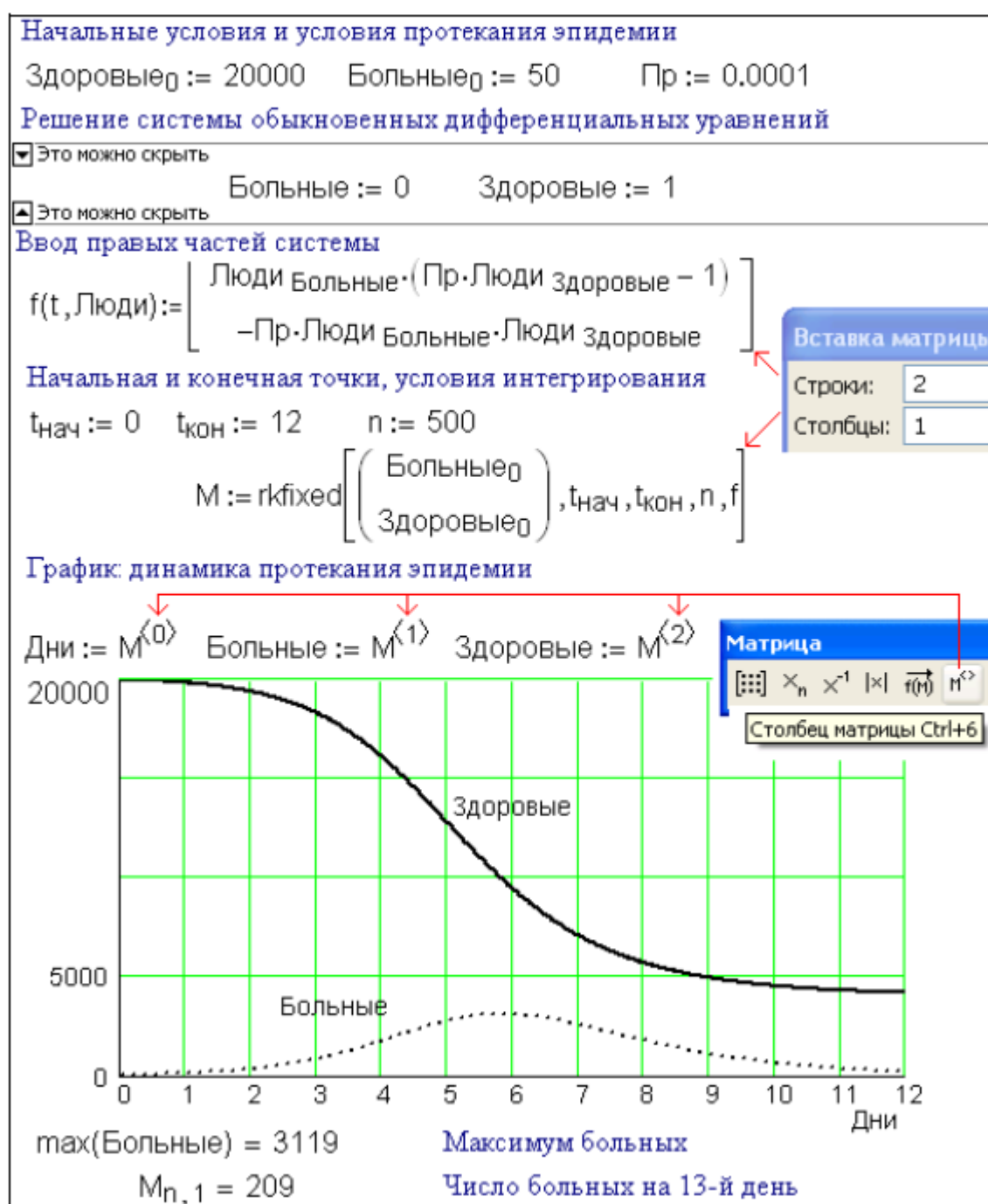


Рис. 3.3. Задача об эпидемии — решение системы дифференциальных уравнений с помощью функции rkfixed

не слева направо и не сверху вниз, а как бы крест-накрест. Результаты расчета графически отображены на рис. 3.3.

На тринадцатый день (спад эпидемии) в городе было 105 больных. Критическая точка — девятый день (3972 больных), ради поиска которой и затевают весь этот "расчетный сыр-бор": *моделируя* эпидемию, мы можем планировать работу санитарных служб города — подвезти в аптеки лекарства, отозвать врачей из отпуска, выписать из больниц выздоравливающих и т.д. Напомним, что самые мощные компьютеры (суперкомпьютеры) этим только и заняты — на них моделируются различные процессы реальной жизни — изменение климата на нашей планете, например.

Описанная задача об эпидемии сводится к решению задачи Коши для системы двух обыкновенных дифференциальных уравнений первого порядка относительно двух неизвестных функций Больные(t) и Здоровые(t). На рис. 3.3 по сути реализован метод Эйлера¹² с единичным шагом интегрирования

$$\text{Больные}'(t) = \text{Больные}(t) \cdot (\text{Пр} \cdot \text{Здоровые}(t) - 1)$$

$$\text{Здоровые}'(t) = -\text{Пр} \cdot \text{Больные}(t) \cdot \text{Здоровые}(t)$$

IV. КОЛЕБАНИЕ СТРУНЫ

4.1. ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Метод конечных разностей является одним из наиболее эффективных численных методов решения обыкновенных дифференциальных уравнений и в частных производных.

Популярность метода связана с развитием вычислительной техники, способной эффективно решать линейные уравнения.

Преимуществом метода является простота вычислительных операций. А недостатком — большое количество вычислительных операций.

Пусть есть функция $y=f(x)$. Проведем разбиение всех величин x на интервалы с шагом h , тогда $x_i = x_0 + i \times h$, где i — номер шага.

Соответственно, для каждого x_i существует значение y_i

x_0	x_1	x_2	x_3	...	x_n
y_0	y_1	y_2	y_3	...	y_n

$$\begin{aligned}
\Delta y_0 &= y_1 - y_0; \\
\Delta y_1 &= y_2 - y_1; \\
&\dots\dots\dots \\
\Delta y_{n-1} &= y_n - y_{n-1};
\end{aligned}
\tag{4.1}$$

Для любого количества y_n можно построить $n - 1$ конечных разностей.

$\Delta y_{n-1} = y_n - y_{n-1}$ Данное уравнение характеризует уравнения конечных разностей первого порядка.

Для разностей первого порядка можно получить $n - 1$ разностей второго порядка.

$$\begin{aligned}
\Delta^2 y_0 &= \Delta y_1 - \Delta y_0; \\
\Delta^2 y_1 &= \Delta y_2 - \Delta y_1; \\
&\dots\dots\dots \\
\Delta^2 y_{n-2} &= \Delta y_{n-1} - \Delta y_{n-2}.
\end{aligned}
\tag{4.2}$$

Процесс построения разностей может быть продолжен до конечной разности k -го порядка:

$$\Delta^k y_i = \Delta^{k-1} y_{i+1} - \Delta^{k-1} y_i \tag{4.3}$$

Для каждой из последующих разностей значения могут быть выведены из значений предыдущих разностей:

$$\begin{aligned}
\Delta y_i &= y_{i+1} - y_i; \\
\Delta^2 y_i &= \Delta y_{i+1} - \Delta y_i = y_{i+2} - y_{i+1} - y_{i+1} + y_i; \\
\Delta^3 y_i &= \Delta^2 y_{i+1} - \Delta^2 y_i = y_{i+3} - 3y_{i+2} + 3y_{i+1} - y_i;
\end{aligned}$$

Соответственно, общая формула:

$$\Delta^k y_i = \sum_{j=0}^k (-1)^j \times G_k \times y_{k+i-j} \tag{4.4}$$

Можно обнаружить определенную связь между конечными разностями и производными.

Предположим, $h \rightarrow 0$ значит, конечная разность будет характеризовать бесконечно малое изменение функции y .

Соответственно,

$$\lim_{h \rightarrow 0} \frac{y_{i+1} - y_i}{h} = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{f(x_i + h) - f(x_i)}{h} = f'(x_i). \quad (4.5)$$

Отсюда, $\Delta y_i \approx f'(x_i) \times h$.

Вторая производная:

$$\frac{\Delta^2 y_i}{h^2} = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{\Delta y_{i+1} - \Delta y_i}{h^2} = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{\frac{y_{i+2} - y_{i+1}}{h} - \frac{y_{i+1} - y_i}{h}}{h} = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{f'(x_{i+1}) - f'(x_i)}{h} \approx f''(x_i) \quad (4.6)$$

Соответственно, можно считать, что:

$$\Delta^2 y_i \approx f''(x_i) \times h^2.$$

Вывод: на конечные разности можно смотреть как на некий аналог производной. Следовательно, конечные разности обладают следующими основными свойствами:

1. Конечные разности постоянны и равны нулю.
2. Постоянный множитель функции можно выносить за знак конечной разности.

Например,

$$\Delta(C \times y(x_i)) = C \times y(x + h) - C \times y(x) = C \times [y(x+h) - y(x)] = C \times \Delta y(x). \quad (4.7)$$

3. Конечная разность от суммы двух функций равна сумме их конечных разностей в одной и той же точке:

$$\Delta(u(x)+v(x)) = \Delta u(x) + \Delta v(x). \quad (4.8)$$

Примером является задача расчета распределения температуры $\varphi(x)$ в плите толщиной L_x из материала теплопроводностью k ; на плоскостях $x = 0$ и $x = L_x$, ограничивающих плиту, сохраняются заданные значения температуры $\bar{\varphi}_0$ и $\bar{\varphi}_{L_x}$, соответственно. В плите генерируется тепло со скоростью $Q(x)$ на единицу толщины.

Дифференциальное уравнение, описывающее перенос тепла в плите:

$$k \times \frac{d^2 \varphi}{dx^2} = -q(x), \quad (4.9)$$

где k – параметр, характеризующий теплопроводность материала в плите;

$\varphi(x)$ – параметр распределения температур;

$q(x)$ – генерируемое тепло в плите;

x – ширина плиты.

Для решения этой задачи необходимо задать толщину плиты L_x .

Краевые условия:

$$\varphi(0) = \bar{\varphi}_0;$$

$$\varphi(L_x) = \bar{\varphi}_{L_x}.$$

Из уравнения очевидно, что на двух гранях плиты $\varphi(0)$ и $\varphi(L_x)$ должны быть определены или заданы из значений температур.

Для решения этой задачи методом конечных разностей производится дискретизация независимой переменной x , т. е. строится множество (или сетка) $L+1$ дискретных равноотстоящих точек $x_i (i=0, 1, 2 \dots L)$ на отрезке $0 \leq x \leq L_x$ с $x_0 = 0$, $x_i = L_x$, $x_{i+1} - x_i = \Delta x$.

Необходимо произвести замену в дифференциальном уравнении членов, содержащих дифференцирование, членами, в которых используются только алгебраические операции.

1. Аппроксимация первых производных:

а. Аппроксимация разностью вперед:

$$\left. \frac{d\varphi}{dx} \right|_I \approx \frac{\varphi_{I+1} - \varphi_I}{\Delta x};$$

б. Аппроксимация разностью назад:

$$\left. \frac{d\varphi}{dx} \right|_I \approx \frac{\varphi_I - \varphi_{I-1}}{\Delta x};$$

в. Аппроксимация центральной разностью – более точная:

$$\left. \frac{d\varphi}{dx} \right|_I \approx \frac{\varphi_{I+1} - \varphi_{I-1}}{2 \times \Delta x}.$$

2. Аппроксимация вторых производных:

$$\left. \frac{d^2\varphi}{dx^2} \right|_I \approx \frac{\varphi_{I+1} - 2 \times \varphi_I + \varphi_{I-1}}{(\Delta x)^2}. \quad (4.10)$$

Запишем уравнение (9) в типичной точке $x = x_I$:

$$k \times \left. \frac{d^2\varphi}{dx^2} \right|_{x=x_I} = -Q_I. \quad (4.11)$$

Используя аппроксимацию (10) для второй производной:

$$k \times \frac{\varphi_{I+1} - 2 \times \varphi_I + \varphi_{I-1}}{(\Delta x)^2} = -Q_I.$$

Раскрывая это уравнение, принимаем значения I от 1 до $I-1$, можно выразить значение функции во всех интересующих точках.

Кроме того, определяя значение функции в заданных точках можно переписать исходное дифференциальное уравнение в виде многочлена, содержащего $I-1$ уравнений.

4.2. СЕТОЧНЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ

Первым шагом при применении конечных разностей является представление дифференциального уравнения в частных производных в конечно-разностной форме. С математической точки зрения мы переходим от непрерывного пространства к дискретному пространству функций (дискретной конечно-разностной сетке).

Элементарное определение производной от непрерывной функции u по аргументу x задается эквивалентными формулами:

$$\frac{du(x)}{dx} = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{u(x+\Delta x) - u(x)}{\Delta x} = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{u(x) - u(x - \Delta x)}{\Delta x} = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{u(x+\Delta x) - u(x - \Delta x)}{2 \times \Delta x} \quad (4.12)$$

В конечно-разностных выражениях производные и другие члены, входящие в дифференциальные уравнения, задаются (аппроксимируются) на разностной сетке. Размер шага сетки $\Delta x_j = x_{j+1} - x_j$ может быть произвольно малым (хотя это не так), но все равно остается конечным в отличие от непрерывного случая, когда интервал Δx стремится к нулю.

Рассмотрим функцию $u(x, t)$, заданную в области $x \in [a, b]$, $t \in [0, T]$. Пространственная область разбивается на расчетные ячейки. Ячейки представляют собой некоторые объемы, определяемые расчетной сеткой. Дискретные значения переменных в этих ячейках обычно вычисляются в определенный момент времени t_n . Вычисление на ЭВМ ведется не с непрерывными переменными, а с дискретными числами. Следовательно, при численном решении временные зависимости также представляются на дискретных интервалах.

Пусть Δx и Δt – приращение переменных x и t или шаги по пространственной переменной x и временной переменной t . Шаг по координате $\Delta x = \frac{(b-a)}{N_x}$, где N_x – натуральное число. Верхний индекс n в обозначении f^n указывает значение переменной, вычисленной в момент времени t_n . Верхние индексы $n - \frac{1}{2}$ или $n + \frac{1}{2}$ отмечают моменты времени соответствующие половинам шага по времени. Шаг по времени Δt может изменяться со временем, так что $\Delta t^n \equiv t^n - t^{n-1}$.

В наших обозначениях аппроксимация производной первого порядка может иметь, например, вид:

$$\lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{u(x+\Delta x) - u(x)}{\Delta x} \approx \frac{u_{j+1} - u_j}{x_{j+1} - x_j} = \frac{u_{j+1} - u_j}{\Delta x_j} \quad (4.13)$$

Вместо непрерывных решений мы ищем конечное число дискретных значений с определенной точностью. Очевидно, что при этом часть информации неизбежно теряется. Особенно это проявляется при расчете осциллирующих решений или решений, содержащих в области расчета зоны больших градиентов.

4.3. ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ. ИСХОДНЫЕ ДАННЫЕ

Струной в теории колебаний называют тонкую, гибкую, сильно натянутую нить с равномерно распределенной по длине плотностью. При возбуждении струны, например ударом или щипком, она начинает совершать колебательные движения, при которых все ее участки смещаются в поперечном направлении. Описание процесса колебаний может быть проведено при помощи задания положения точек струны в различные моменты времени (рис. 4.1).

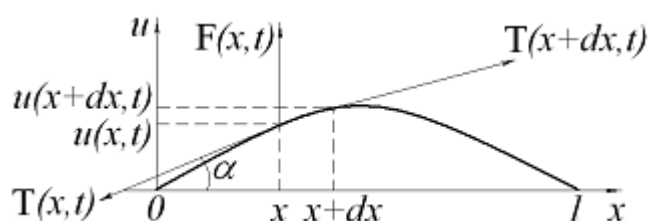


Рис. 4.1 Колебание струны

Решить задачу о колебании струны одиночной длины с закрепленными концами:

$$\frac{\partial^2 u}{\partial t^2} = a^2 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \quad (4.14)$$

где x – положение струны;

a – характеристика струны.

$a = 1$

С начальными условиями: $\frac{\partial u}{\partial t}(x,0) = 0$; $u(x,0) = f(x)$; $0 \leq x \leq 1$

и нулевыми граничными условиями: $u(0,t) = u(1,t) = 0$.

1. Вывести уравнение;
2. Построить сеточную схему.

Для решения необходимо построить сетку из 11 узлов по x , шаг по x : $h = 0,1$ (от 0 до 1) и 16 шагов по времени: $\tau = 0,05$ – шаг по времени.

Отобразить графически решение уравнения $u = f(x)$ на 0; 5; 10; и 16 временных шагах.

4.4. ХОД РАСЧЕТА

1. Вывод уравнения колебания струны методом конечных разностей.

Используем аппроксимацию вторых производных (4.10):

$$\frac{\partial^2 u}{\partial t^2} = \frac{u_{i,j+1} - 2 \times u_{i,j} + u_{i,j-1}}{\tau^2},$$

τ – шаг по t .

$$\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = \frac{u_{i+1,j} - 2 \times u_{i,j} + u_{i-1,j}}{h^2},$$

h – шаг по x .

$$\frac{u_{i,j+1} - 2 \times u_{i,j} + u_{i,j-1}}{\tau^2} = a^2 \times \frac{u_{i+1,j} - 2 \times u_{i,j} + u_{i-1,j}}{h^2},$$

Отсюда находим $u_{i,j+1}$:

$$u_{i,j+1} = 2 \times (1 - r^2) \times u_{i,j} + r^2 \times (u_{i+1,j} + u_{i-1,j}) - u_{i,j-1}, \quad (4.15)$$

$$\text{где } r^2 = \frac{a^2 \times \tau^2}{h^2}.$$

$$r^2 = \frac{a^2 \times \tau^2}{h^2} = \frac{1^2 \times 0,05^2}{0,1^2} = 0,25.$$

2. Построение сеточной схемы (смотри следующую страницу).

Таблица 4.1

Аппроксимация на сеточной области

Граничные условия→	0	0,052038	0,110918	0,174082	0,221602	0,230692	0,209147	0,175589	0,124832	0,064603	0	Шаги по времени
	0	0,0260368	0,061037	0,108427	0,156553	0,17909	0,166821	0,140329	0,102426	0,052661	0	0,75
	0	0,0022765	0,014254	0,042957	0,085107	0,118786	0,120938	0,102216	0,077055	0,039995	0	0,7
	0	-0,019058	-0,02835	-0,01915	0,011543	0,050601	0,069838	0,062494	0,048708	0,026595	0	0,65
	0	-0,037951	-0,06633	-0,07589	-0,05993	-0,02254	0,012092	0,021161	0,01828	0,012075	0	0,6
	0	-0,05445	-0,0996	-0,12624	-0,12604	-0,09637	-0,05204	-0,02316	-0,01298	-0,00391	0	0,55
	0	-0,068625	-0,12825	-0,16989	-0,18479	-0,16654	-0,12004	-0,07216	-0,04452	-0,02119	0	0,5
	0	-0,08055	-0,1524	-0,20685	-0,23525	-0,22964	-0,18769	-0,12621	-0,07713	-0,039	0	0,45
	0	-0,0903	-0,1722	-0,2373	-0,2772	-0,28366	-0,25046	-0,18337	-0,11249	-0,05659	0	0,4
	0	-0,09795	-0,1878	-0,26145	-0,3108	-0,32777	-0,30476	-0,23958	-0,15159	-0,07401	0	0,35
	0	-0,103575	-0,19935	-0,27953	-0,3363	-0,36188	-0,34851	-0,29008	-0,19329	-0,09232	0	0,3
	0	-0,10725	-0,207	-0,29175	-0,354	-0,38625	-0,381	-0,331	-0,23395	-0,11279	0	0,25
	0	-0,10905	-0,2109	-0,29835	-0,3642	-0,40125	-0,4023	-0,36015	-0,26858	-0,13536	0	0,2
	0	-0,10905	-0,2112	-0,29955	-0,3672	-0,40725	-0,4128	-0,37695	-0,2928	-0,15739	0	0,15
j+1	0	-0,107325	-0,20805	-0,29558	-0,3633	-0,40463	-0,41295	-0,38168	-0,3042	-0,17393	0	0,1
j	0	-0,10395	-0,2016	-0,28665	-0,3528	-0,39375	-0,4032	-0,37485	-0,3024	-0,17955	0	0,05
j-1	0	-0,099	-0,192	-0,273	-0,336	-0,375	-0,384	-0,357	-0,288	-0,171	0	0
Шаги по x	0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1	
	i-1	i	i+1									

В табл. 4.1 выделены слои, для которых строится график

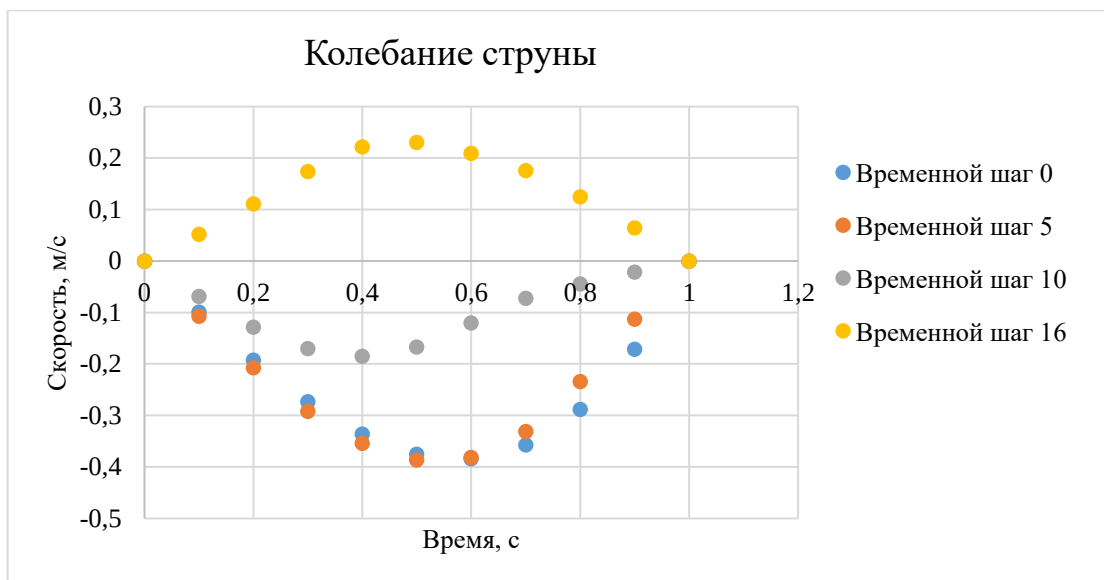


Рис. 4.2. Графическое представление решения

Вывод: Выполнено решение волнового уравнения колебания струны методом конечных разностей и отражено в сеточном и графическом представлении. Как видно, из графика (рис. 4.2) на 0 временном шаге струна находится в оттянутом положении вниз, и постепенно на 5, 10 она колеблется, переходя на 16 шаге в оттянутом положении вверх.

У.ПЕРЕНОС ТЕПЛА В ВОДОЕМЕ

5.1. ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ. ИСХОДНЫЕ ДАННЫЕ

Температура – основной параметр, который влияет на трансформацию загрязняющих веществ, особенно органических.

Кроме этого температура непосредственно сказывается на жизнедеятельности планктонных и бентосных организмов [2]:

- 1) в модели будет рассматриваться только теплообмен между грунтом и водой;
- 2) будет рассматриваться плоская одномерная задача, справедливая для неглубоких водоемов;
- 3) распределение теплопроводности тепла в грунте без учета тепломассообмена грунтовыми водами.

Уравнение вида:

$$q = \lambda_B \times \frac{\partial t_B}{\partial z}, \quad (5.1)$$

где λ_B – теплопроводность воды;

$\frac{\partial t_B}{\partial z}$ – градиент температуры воды в придонном слое.

Тепло получаемое грунтом может быть выражено:

$$q = \lambda_{гр} \times \frac{\partial t}{\partial z}, \quad (5.2)$$

где $\lambda_{гр}$ – теплопроводность насыщенного водой грунта;

$\frac{\partial t}{\partial z}$ – градиент температуры ложе в придонном слое.

Поставим в соответствие изменению температуры во времени изменение теплотока по нормали к поверхности:

$$\frac{\partial t}{\partial \tau} = \frac{1}{c_{гр} \times \rho_{гр}} \times \frac{\partial q}{\partial z} \quad (5.3)$$

Совмещая уравнения (5.1-5.3), получаем:

$$\frac{\partial t}{\partial \tau} = \frac{\lambda_{гр}}{c_{гр} \times \rho_{гр}} \times \frac{\partial^2 t}{\partial z^2} \quad (5.4)$$

В результате получим классическое уравнение Фурье:

$$\frac{\partial t}{\partial \tau} = a \times \frac{\partial^2 t}{\partial z^2} \quad (5.5)$$

где $a = 1,7 \times 10^{-3} \frac{м^2}{с}$ – средний коэффициент теплопроводности грунта.

Исходные данные приведены в табл.5.1:

Таблица 5.1

Начальные условия

Глубина, м	Температура, °С
0	28
0,12	19,4
0,24	20,8
0,36	22,8
0,48	24,6

Шаг по времени равен шагу по глубине.

Используем аппроксимацию по второй производной:

$$a \times \frac{\partial^2 t}{\partial z^2} = a \times \frac{t_{i+1,j} - 2 \times t_{i,j} + t_{i-1,j}}{h^2},$$

Воспользуемся аппроксимацией разностью вперед:

$$\frac{\partial t}{\partial \tau} = \frac{t_{i+1} - t_i}{\Delta \tau}.$$

Приравниваем обе части:

$$\frac{t_{i+1} - t_i}{\Delta \tau} = a \times \frac{t_{i+1,j} - 2 \times t_{i,j} + t_{i-1,j}}{h^2},$$

$$\text{Выражаем } t_{i,j+1} = \left(\frac{\Delta \tau \times a}{h^2} \times t_{i+1,j} - 2 \times t_{i,j} + t_{i-1,j} \right) + t_{i,j}$$

5.2. РЕЗУЛЬТАТ РАСЧЕТА

Результаты расчета модели выполнены в среде Microsoft Office Excel.

На рис. 5.1 представлен график зависимости времени от глубины и от температуры:

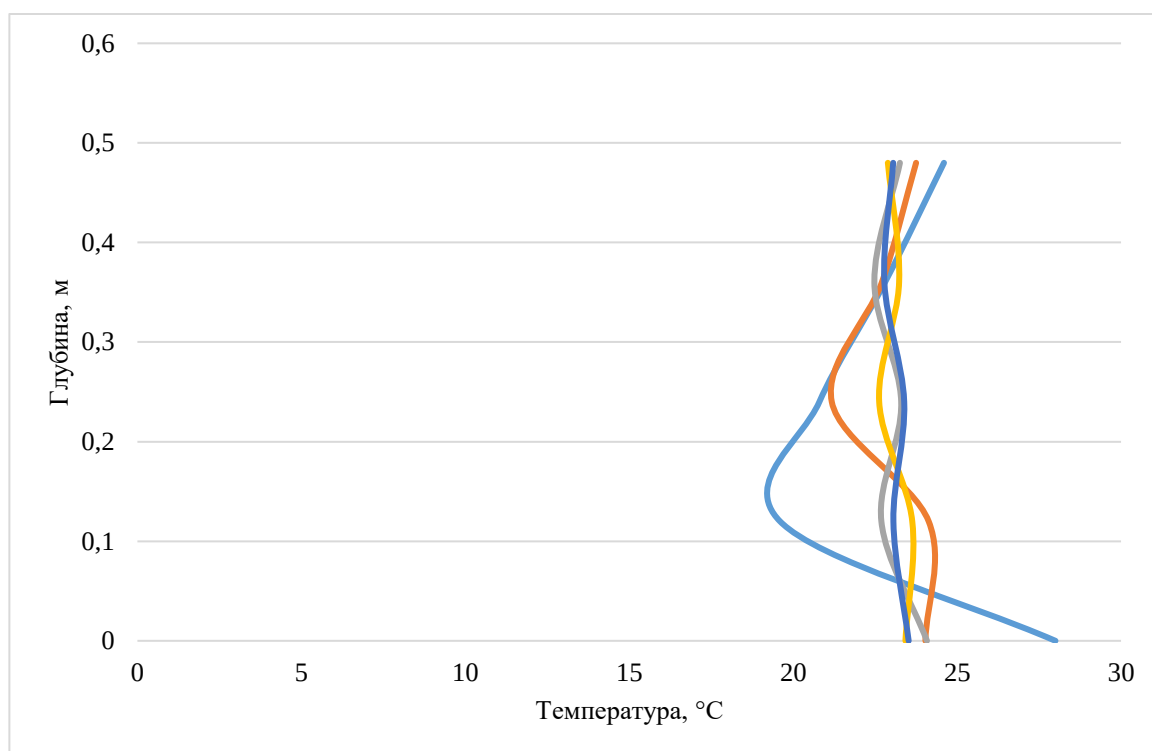


Рис. 5.1. График зависимости температуры от глубины

Вывод: модель показывает, как с глубиной и в течение определенного времени изменяется температура воды и грунта, как происходит теплообмен между водой и грунтом.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Ризниченко Г. Ю. Лекции по математическим моделям в биологии.- Изд. 2-е, испр. и доп.: Изд-во РХД, - М.–Ижевск, 2011. - 560 с.
2. Бордовский Г. А. Физические основы естествознания: учебное пособие для вузов. — М.: Дрофа, 2004.-327 с.
3. Бондарчук С.С., Перевозкин В.П. Математическое моделирование в популяционной экологии: учебное пособие. -Томск, 2014 -146 с.
4. Коросов А.В. Имитационное моделирование в среде MS Excel (на примерах из экологии) -Петрозаводск: -Изд-во Петрозаводского госуниверситета, 2002, -210 с.
5. Макарьянц, Г. М., Прокофьев А. Б. Основы метода конечных элементов: учебное пособие /— Самара.: Изд-во Самарского государственного аэрокосмического университета им. акад. С. П. Королева, 2013. — 80 с.
6. Мареев, В. В., Станкова Е. Н. Основы методов конечных разностей: учебное пособие – СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2012. – 64 с.
7. Попов, В. А. Математические методы моделирования физических процессов: учебно-практическое пособие– Барнаул: Изд-во Алтайского государственного технического университета им. И. И. Ползунова, 2011. – 195 с.

ИНТЕРНЕТ-РЕСУРСЫ

1. Информационная система «Динамические модели в биологии»
<http://dmb.biophys.msu.ru/>
2. Кафедра биофизики биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова
<http://www.biophys.msu.ru/>
3. Группа молекулярной динамики кафедры биоинженерии биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова <http://www.moldyn.ru/>
4. Объединённый центр вычислительной биологии и биоинформатики
<http://www.jcbi.ru/>
5. «Биомолекула» – научно-популярный сайт, посвящённый молекулярным основам современной биологии и практическому применению научных достижений в медицине и биотехнологии <http://www.biomolecula.ru/>
6. Институт математических проблем биологии РАН <http://www.impb.ru/>