

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Srovnání vlivu infekcí na natalitu a mortalitu
populace a jejich aplikace při kontrole škůdců**

Bakalářská práce

Markéta Reindlová

Vedoucí práce: doc. Ing. Luděk Berec, Dr.

České Budějovice 2019

Bibliografické údaje

REINDLOVÁ, M., 2019: Srovnání vlivu infekcí na natalitu a mortalitu populace a jejich aplikace při kontrole škůdců. [Comparison of effects of infectious diseases on birth and death rates and their application in pest control. Bc. Thesis, in Czech.] - 33 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace

Tato práce se zabývá analýzou dvou modelů dynamiky infekčních nemocí. První model předpokládá, že se v populaci šíří jedna infekce, která má dva efekty, a to proporcionální snížení reprodukce a aditivní zvýšení mortality. Druhý model předpokládá, že se v populaci šíří dvě infekce, každá s jiným efektem. Dále předpokládá, že jedinci nemohou mít obě infekce zároveň. Cílem analýzy těchto modelů je určit, do jaké míry jsou různé infekční nemoci schopné regulovat velikost populace svého hostitele. Výsledky analýzy těchto modelů jsou dále diskutovány vzhledem k možnosti využití infekcí jako nástrojů regulace škodlivých populací.

Annotation

This thesis deals with an analysis of two models of infectious disease dynamics. The first model assumes that in the population spreads only one infection that causes both proportional reduction of reproduction and added mortality. The second model assumes that two infections spread in the population, each with different effect. This model also assumes that individuals cannot have both infections at the same time. The aim of the analysis of these models is to determine to what extent various infectious diseases are capable of regulating the size of their host population. The results of analysis of both models are further discussed with regard to use the infections as a tool for pest control.

Prohlášení

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 11/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

České Budějovice, 17. dubna 2019

.....

Markéta Reindlová

Poděkování

Chtěla bych poděkovat vedoucímu mé bakalářské práce doc. Ing. Lud'ku Berecovi, Dr. za cenné rady a čas, který mi věnoval.

Obsah

1	Úvod	1
2	Teoretická část	3
3	Model s jednou infekcí	7
3.1	Analýza modelu	7
3.2	Stabilita ekvibríí	11
3.3	Kontrola populace škůdců	14
4	Model se dvěma infekcemi	18
4.1	Analýza modelu	19
4.2	Stabilita ekvibríí	23
4.3	Kontrola populace škůdců	27
5	Závěr	32

Kapitola 1

Úvod

Matematické modelování má v epidemiologii důležitou roli. Epidemiologické experimenty obvykle není možné navrhnout, nebo je jejich provedení obtížné. Velmi často je nelze provést i z etických nebo ekonomických důvodů. Proto jsou v epidemiologii matematické modely důležitým nástrojem k pochopení chování infekčních nemocí. Díky nim může být navržen způsob kontroly těchto nemocí, což vede ke snížení jejich dopadu [1].

Infekční onemocnění se v lidské populaci vyskytují již po staletí. Už v historii se lékaři, jakými byli například Daniel Bernoulli, Sir R. A. Ross nebo A. G. McKendrick zabývali otázkami kontroly infekčních nemocí. Významnou prací byla práce Rosse, který studoval šíření malárie mezi komáry a lidmi. Ross byl za tuto práci oceněn Nobelovou cenou za medicínu v roce 1902. Mimo jiné sestavil matematický model dynamiky šíření malárie, na jehož základě došel ke zjištění, že epidemii lze předejít, pokud je populace komárů snížena pod určitou prahovou hodnotu [2].

V této práci se budeme zabývat modely dynamiky infekčních nemocí v populaci, které předpokládají, že se velikost populace s časem mění. Budeme uvažovat modely typu SI, kdy daná nemoc nemůže být vyléčena. V těchto modelech je populace rozdělena do třídy S (angl. Susceptible), která označuje počet jedinců náchylných k infekci, jež se mohou nemocí nakazit, a do třídy I (angl. Infectious) označující infekční jedince, kteří mohou nemoc šířit při kontaktech s náchylnými jedinci. Rychlost, s jakou se mění hustota jedinců v dané třídě, je obvykle popsána pomocí obyčejných diferenciálních rovnic [1].

Infekční nemoci mohou nemocné jedince negativně ovlivňovat tak, že budou zvyšovat jejich mortalitu nebo snižovat jejich natalitu. Proto mohou být infekce použity jako nástroje při regulaci škodlivých populací. V této práci budeme uvažovat dva modely odpovídající dvěma různým kontrolním strategiím. První model předpokládá, že jsou oba efekty přítomny v rámci jedné infekce. Druhý model předpokládá, že se v populaci šíří dvě infekce, každá s jiným efektem. Dále předpokládá, že jedinci nemohou mít obě infekce zároveň. Cílem práce je dané modely analyzovat a výsledky dále diskutovat vzhledem k možnosti využití infekcí jako nástrojů regulace škodlivých populací.

Struktura této práce je následující: V kapitole 2 definujeme základní pojmy teorie obyčejných diferenciálních rovnic. V kapitole 3 popíšeme první model šíření jedné infekce v populaci a v dalších částech této kapitoly tento model analyzujeme, nalezneme ekvilibria modelu a budeme vyšetřovat jejich stabilitu. V poslední části kapitoly budeme diskutovat využití infekce ke kontrole populace škůdců. V kapitole 4 popíšeme a analyzujeme druhý model se dvěma infekcemi v populaci. V dalších částech čtvrté kapitoly vyšetříme stabilitu ekvilibrií modelu a dále budeme diskutovat možnost využití uvažovaných infekcí ke kontrole škodlivých populací. Závěrečná kapitola shrnuje tuto bakalářskou práci.

Kapitola 2

Teoretická část

V této části si představíme základní definice a věty z teorie diferenciálních rovnic, které budeme dále používat. Pokud není uvedeno jinak, čerpáme z přednášek Prof. RNDr. Vlastimila Křivana, Csc. z předmětu Úvod do diferenciálních rovnic.

Modely v této práci odpovídají soustavě autonomních obyčejných diferenciálních rovnic. Tuto soustavu definujeme následovně.

Definice 2.1 *Nechť je dána funkce $f = (f_1, \dots, f_n)$, $f_i : D \rightarrow \mathbb{R}$, $D \subset \mathbb{R}^n$. Soustavu rovnic*

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= f_1(x_1, \dots, x_n), \\ &\vdots \\ \frac{dx_n}{dt} &= f_n(x_1, \dots, x_n), \end{aligned} \tag{2.1}$$

nazýváme soustavou autonomních obyčejných diferenciálních rovnic.

Soustavu (2.1) můžeme zapsat ve vektorovém tvaru jako

$$\frac{dx}{dt} = f(x), \tag{2.2}$$

kde $x = (x_1, \dots, x_n)$ a $f = (f_1, \dots, f_n)$.

Definice 2.2 (Řešení) *Řešením vektorové diferenciální rovnice (2.2) je funkce*

$x(t) = (x_1(t), \dots, x_n(t))$ definovaná na intervalu I , která pro všechna $t \in I$ splňuje $x(t) \in D$ a $x'(t) = f(x(t))$.

Existuje nekonečně mnoho různých řešení diferenciální rovnice. Chceme-li určit jedno řešení procházející zadaným bodem, zadáme počáteční podmínku $x(t_0) = x_0$, $x_0 \in D$ a $t_0 \in I$. Nalézt takovéto řešení diferenciální rovnice s počáteční podmínkou se nazývá Cauchyova úloha.

Věta 2.1 (Existence a jednoznačnost řešení, [3]) *Nechť D je otevřená podmnožina \mathbb{R}^n obsahující x_0 . Předpokládejme, že $f \in C^1(D)$. Potom existuje $a > 0$ takové, že počáteční úloha*

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= f(x), \\ x(0) &= x_0,\end{aligned}$$

má jednoznačné řešení $x(t)$ na intervalu $[-a, a]$.

Dále zavedeme pojem ekvilibrium diferenciální rovnice a definujeme lokální asymptotickou stabilitu ekvilibria.

Definice 2.3 (Pevný bod, ekvilibrium) *Bod x^* , který splňuje rovnici*

$$f(x^*) = 0,$$

se nazývá ekvilibriem (pevným bodem) soustavy diferenciálních rovnic (2.2),

kde $x^ = (x_1^*, \dots, x_n^*)$.*

Definice 2.4 (Lokální asymptotická stabilita ekvilibria) *Nechť $x^* \in \mathbb{R}^n$ je ekvilibrium soustavy diferenciálních rovnic (2.2), tj. $f(x^*) = 0$. Ekvilibrium x^* se nazývá lokálně stabilní, pokud pro všechna $\varepsilon > 0$ existuje $\delta > 0$ takové, že pro každé řešení $x(t)$ soustavy (2.2) s počáteční podmínkou $x(t_0)$, která splňuje $|x(t_0) - x^*| < \delta$, platí $|x(t) - x^*| < \varepsilon$ pro všechna $t > t_0$. Platí-li navíc, že $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = x^*$, pak řekneme, že ekvilibrium je lokálně asymptoticky stabilní. Není-li ekvilibrium lokálně stabilní, říkáme, že je nestabilní.*

Pro určení stability ekvilibria nelineární soustavy diferenciálních rovnic budeme využívat metodu linearizace. Hartmanova-Grobmanova věta ukazuje, že blízko hyperbolického ekvilibria x_0 , má nelineární systém $dx/dt = f(x)$ stejnou kvalitativní strukturu jako lineární systém $dx/dt = Ax$, kde $A = Df(x_0)$ [3].

Věta 2.2 (Hartmanova-Grobmanova věta) *Uvažujme soustavu diferenciálních rovnic*

$$\frac{dx}{dt} = Ax(t) + g(x),$$

kde $g(0) = 0$ a g je spojitá funkce splňující podmínku

$$\lim_{\|x\| \rightarrow 0} \frac{\|g(x)\|}{\|x\|} \rightarrow 0.$$

Pak platí:

1. Mají-li všechna vlastní čísla matice A záporné reálné části, je nulové řešení lokálně asymptoticky stabilní.
2. Existuje-li vlastní číslo s kladnou reálnou částí, pak je nulové řešení nestabilní.

Určení lokální stability metodou linearizace

Metoda linearizace spočívá v nalezení ekvibríí soustavy (2.2), tj. řešení soustavy rovnic $f(x) = 0$. Poté určíme matici parciálních derivací, tzv. Jacobiho matici $\left(\frac{\partial f_i}{\partial x_j}\right)_{i,j=1}^n$. Do této matice dosadíme dané ekvilibrium, jehož stabilitu vyšetřujeme. Mají-li všechna vlastní čísla této matice záporné reálné části, je dané ekvilibrium lokálně asymptoticky stabilní. Existuje-li vlastní číslo s kladnou reálnou částí, pak je dané ekvilibrium nestabilní.

Věta 2.3 (Routhovo-Hurwitzovo kritérium, [6]) *Uvažujme charakteristickou rovnici*

$|\lambda I - A| = \lambda^2 + a_1\lambda + a_0 = 0$ určující dvě vlastní čísla λ reálné čtvercové matice A řádu dva, kde I je identická matice. Potom všechna vlastní čísla λ mají záporné reálné části, pokud $a_1 > 0$ a $a_0 > 0$.

Uvažujme charakteristickou rovnici $|\lambda I - A| = \lambda^3 + a_2\lambda^2 + a_1\lambda + a_0 = 0$ určující tři vlastní čísla λ reálné čtvercové matice A řádu tři, kde I je identická matice. Potom všechna vlastní čísla λ mají záporné reálné části, pokud $a_2 > 0$, $a_0 > 0$ a $a_2 a_1 > a_0$.

Následující věta udává, kdy systém dvou rovnic $dx/dt = f(x)$ nemůže mít limitní cykly.

Věta 2.4 (Dulacovo kritérium, [3]) *Nechť je dána soustava dvou diferenciálních rovnic*

$$dx/dt = f(x), x = (x_1, x_2) \in \mathbb{R}^2, f : D \subset \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2.$$

Nechť $f(x_1, x_2) = (f_1(x_1, x_2), f_2(x_1, x_2))$ je spojitá a má spojité parciální derivace 1. řádu. Existuje-li funkce $B : D \rightarrow \mathbb{R}$ spojitá se spojitými parciálními derivacemi 1. řádu taková, že výraz

$$\frac{\partial(B(x_1, x_2)f_1(x_1, x_2))}{\partial x_1} + \frac{\partial(B(x_1, x_2)f_2(x_1, x_2))}{\partial x_2}$$

je v jednoduše souvislé množině $S \subset D$ stále větší nebo roven nule nebo stále menší nebo roven nule, přičemž není identicky roven nule v žádné otevřené podmnožině množiny S , pak v S neexistuje uzavřená trajektorie této soustavy dvou diferenciálních rovnic.

Kapitola 3

Model s jednou infekcí

Uvažujme model šíření infekční nemoci v populaci. Nechť je populace rozdělena na třídu jedinců náchylných k infekci (S) a třídu infekčních jedinců (I). Budeme předpokládat, že nemoc nelze vyléčit, takže infekční jedinci zůstávají ve třídě I . Celková velikost populace je $N = S + I$. Infekce způsobuje u infekčních jedinců proporcionální snížení reprodukce, které určuje parametr σ , proto $0 < \sigma \leq 1$. Jedinci se rozmnožují rychlostí b . Mortalita populace je $d + d_1 N$, je tedy hustotně závislá. Infekční jedinci umírají kvůli nemoci rychlostí α . Uvažujme hustotně závislý přenos nemoci, a tedy rychlost přenosu nemoci ve tvaru βSI . Daný SI model bude tedy vypadat takto:

$$\begin{aligned}\frac{dS}{dt} &= b(S + (1 - \sigma)I) - \beta SI - (d + d_1 N)S, \\ \frac{dI}{dt} &= \beta SI - (d + d_1 N)I - \alpha I.\end{aligned}\tag{3.1}$$

V nepřítomnosti nemoci roste hostitelská populace logisticky:

$$\frac{dN}{dt} = bN - (d + d_1 N)N = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right),$$

kde požadujeme $r = b - d > 0$ a $K = (b - d)/d_1 > 0$, a tedy předpokládáme $b > d$.

3.1 Analýza modelu

V této kapitole analyzujeme výše popsany model (3.1). Vypočteme základní reprodukční číslo R_0 , najdeme ekvilibria modelu a určíme jejich existenci.

Nejprve budeme chtít určit, kdy se bude infekce v populaci šířit. Infekce se rozšíří, pokud bude populace infekčních jedinců pro malé počáteční množství infekčních jedinců růst, tedy $dI/dt > 0$ pro jakékoli malé I . Tuto nerovnici si upravíme a získáme vztah pro základní reprodukční číslo R_0 :

$$\begin{aligned}\beta SI - (d + d_1 N)I - \alpha I &> 0, \\ I(\beta S - (d + d_1 N) - \alpha) &> 0, \\ \beta S &> d + d_1 N + \alpha, \\ \frac{\beta S}{d + d_1 N + \alpha} &> 1.\end{aligned}$$

Protože v nepřítomnosti nemoci je počet náchylných jedinců $S = N = K$, je základní reprodukční číslo rovno

$$R_0 = \frac{\beta K}{d + d_1 K + \alpha} = \frac{\beta K}{b + \alpha}.$$

Základní reprodukční číslo určuje střední počet jedinců, které nakazí jeden infekční jedinec v plně náchylné populaci během doby, po kterou je infekční [5].

Pro nalezení ekvilibrií transformujeme model do nových proměnných: $i = I/N$ a $N = S + I$. Proměnná i představuje prevalenci nemoci, což je proporce infekčních jedinců v populaci, proto $0 \leq i \leq 1$. Rovnice pro di/dt a dN/dt vyjádříme jako:

$$\begin{aligned}\frac{di}{dt} &= \left(\frac{I}{N}\right)' = \frac{I'N - IN'}{N^2} = \frac{I'}{N} - i \frac{N'}{N}, \\ \frac{dN}{dt} &= \frac{dS}{dt} + \frac{dI}{dt}.\end{aligned}$$

Transformovaný model pak vypadá takto:

$$\begin{aligned}\frac{di}{dt} &= i[\beta N(1 - i) - \alpha - b(1 - i\sigma) + \alpha i], \\ \frac{dN}{dt} &= N[b(1 - i\sigma) - (d + d_1 N) - \alpha i].\end{aligned}\tag{3.2}$$

Pravé strany obou rovnic modelu (3.2) položíme rovny nule a nalezneme tak tři ekvilibria: extinkční ekvilibrium $E_1 = (0, 0)$ a ekvilibrium bez nemoci $E_2 = (0, K)$, tato ekvilibria

existují vždy, a dále endemické ekvilibrium $E_3 = (i^*, N^*)$, pro které platí následující rovnice:

$$\beta N(1 - i) - \alpha - b(1 - i\sigma) + \alpha i = 0, \quad (3.3)$$

$$b(1 - i\sigma) - d - d_1 N - \alpha i = 0. \quad (3.4)$$

Rovnice sečteme a vyjádříme i pomocí N jako:

$$i = 1 - \frac{d + d_1 N + \alpha}{\beta N}.$$

Tento vztah dosadíme do rovnice (3.3) a získáme tak kvadratickou rovnici, která má dva kořeny:

$$N_{1,2} = \frac{1}{2d_1\beta} \left(-\beta(d - b + b\sigma + \alpha) + d_1(b\sigma + \alpha) \pm \sqrt{[\beta(d - b + b\sigma + \alpha) - d_1(b\sigma + \alpha)]^2 + 4d_1\beta(b\sigma\alpha + b\sigma d + \alpha^2 + \alpha d)} \right).$$

Z biologického hlediska musí být obě složky endemického ekvilibria $E_3 = (i^*, N^*)$ kladné. Protože kořen N_2 se znaménkem mínus je záporný, mohou složky ekvilibria E_3 být pouze:

$$N^* = \frac{1}{2d_1\beta} \left(-\beta(d - b + b\sigma + \alpha) + d_1(b\sigma + \alpha) + \sqrt{[\beta(d - b + b\sigma + \alpha) - d_1(b\sigma + \alpha)]^2 + 4d_1\beta(b\sigma\alpha + b\sigma d + \alpha^2 + \alpha d)} \right), \quad (3.5)$$

$$i^* = 1 - \frac{d + d_1 N^* + \alpha}{\beta N^*}. \quad (3.6)$$

Problém existence endemického ekvilibria vyřešíme graficky níže.

Nyní se podíváme na speciální případ $\sigma = 1$. Po dosazení za $\sigma = 1$ přepíšeme soustavu rovnic (3.2) na:

$$\frac{di}{dt} = i(1 - i)(\beta N - \alpha - b), \quad (3.7)$$

$$\frac{dN}{dt} = N(b(1 - i) - (d + d_1 N) - \alpha i).$$

Opět položíme pravé strany obou rovnic (3.7) rovny nule a nalezneme dvě alternativní ekvilibria: ekvilibrium $E_4 = (1, 0)$, které odpovídá vyhynutí hostitelské populace kvůli nemoci a místo ekvilibria E_3 endemické ekvilibrium E_5 , které má tvar:

$$E_5 = \left(\frac{\beta(b - d) - d_1(b + \alpha)}{\beta(b + \alpha)}, \frac{b + \alpha}{\beta} \right).$$

Toto ekvilibrium existuje právě tehdy, když $\beta(b-d) - d_1(b+\alpha) > 0$ a $\frac{\beta(b-d) - d_1(b+\alpha)}{\beta(b+\alpha)} < 1$. Po úpravě první podmínky dostaneme $\beta K / (b+\alpha) > 1$. Výraz na levé straně nerovnice je roven číslu R_0 . Úpravou druhé podmínky dosazením za $N^* = (b+\alpha)/\beta$ získáme $\frac{b-d}{b+\alpha} - \frac{d_1 N^*}{b+\alpha} < 1$. Z této nerovnice vyjádříme N^* a získáme podmínku $N^* > -(d+\alpha)/d_1$, která je vždy splněna. Proto podle první podmínky ekvilibrium E_5 existuje, pokud je $R_0 > 1$.

Existence endemického ekvilibria E_3

Endemické ekvilibrium se nachází v průsečíku nulkin modelu (3.2), které jsou popsány těmito rovnicemi:

$$\beta N(1-i) - \alpha - b(1-i\sigma) + \alpha i = 0, \quad (3.8)$$

$$b(1-i\sigma) - (d + d_1 N) - \alpha i = 0. \quad (3.9)$$

Existenci tohoto ekvilibria vyřešíme graficky. Vyjádřením N z rovnice (3.8) jako funkce proměnné i ,

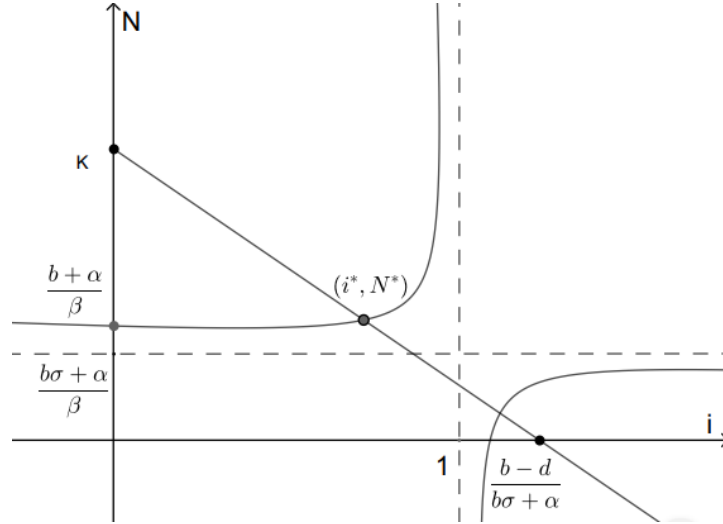
$$N = \frac{\alpha + b - i(b\sigma + \alpha)}{\beta(1-i)}, \quad (3.10)$$

získáme hyperbolickou funkci. Její průsečík s osou i je $i = (\alpha + b)/(b\sigma + \alpha)$ a průsečík s osou N je $N = (\alpha + b)/\beta$. Funkce má vertikální asymptotu $i = 1$ a horizontální asymptotu $N = (b\sigma + \alpha)/\beta$. Z rovnice pro druhou nulkinu (3.9) vyjádříme N jako funkci proměnné i :

$$N = \frac{b-d-bi\sigma-\alpha i}{d_1} = K - \frac{i(b\sigma + \alpha)}{d_1}. \quad (3.11)$$

Získáme tak klesající lineární funkci, která má průsečíky s osami $i = (b-d)/(b\sigma + \alpha)$ a $N = K$.

Obě tyto funkce (3.10) a (3.11) jsou znázorněny na obrázku 3.1. Endemické ekvilibrium hledáme v oblasti $N > 0$ a $0 < i < 1$. Z obrázku vidíme, že toto ekvilibrium bude existovat, pokud je $(b+\alpha)/\beta < K$, tedy $\beta K / (b+\alpha) > 1$. Proto za předpokladu $0 < \sigma < 1$ endemické ekvilibrium existuje, pokud je $R_0 > 1$. Zároveň vidíme, že se funkce protnou v dané oblasti jen v jednom bodě. Tedy endemické ekvilibrium, pokud existuje, je jediné.



Obrázek 3.1: Existence endemického ekvilibria E_3 modelu (3.2). Hyperbolická křivka odpovídá nulklině (3.8) a klesající lineární křivka odpovídá nulklině (3.9).

3.2 Stabilita ekvibríí

V této kapitole se budeme zabývat stabilitou nalezených ekvibríí. Stabilitu budeme určovat pomocí Jacobiho matice modelu (3.2), která má tento tvar:

$$J = \begin{pmatrix} \beta N(1 - 2i) - \alpha - b(1 - 2i\sigma) + 2\alpha i & i\beta(1 - i) \\ -N(b\sigma + \alpha) & b(1 - i\sigma) - d - 2d_1N - \alpha i \end{pmatrix}.$$

Nyní vyjádříme Jacobiho matici v jednotlivých ekvibríích.

1. Ekvilibrium $E_1 = (0, 0)$:

$$J_{E_1} = \begin{pmatrix} -(b + \alpha) & 0 \\ 0 & b - d \end{pmatrix}.$$

Jedná se o diagonální matici, vlastní čísla se tedy nacházejí na diagonále. Reálné části obou těchto čísel musí být záporné, aby ekvilibrium bylo stabilní. Protože předpokládáme, že $b - d > 0$, je ekvilibrium E_1 nestabilní.

2. Ekvilibrium $E_2 = (0, K)$:

$$J_{E_2} = \begin{pmatrix} \beta K - \alpha - b & 0 \\ -K(b\sigma + \alpha) & b - d - 2d_1K \end{pmatrix}.$$

U dolní trojúhelníkové matice jsou vlastní čísla prvky na diagonále. Reálné části těchto čísel musí být opět záporné, aby ekvilibrium bylo stabilní. Do druhého vlastního čísla dosadíme $K = (b - d) / d_1$, získáme tak $-(b - d)$. Toto vlastní číslo bude tedy vždy záporné. Proto ekvilibrium bude stabilní, pokud i první vlastní číslo bude záporné, tedy $\beta K - \alpha - b < 0$. Po upravení dostaneme, že $\beta K / (b + \alpha) < 1$. Proto je ekvilibrium E_2 stabilní pro $R_0 < 1$ a nestabilní pro $R_0 > 1$.

3. Ekvilibrium $E_3 = (i^*, N^*)$:

Jacobiho matici upravíme pomocí rovnic (3.8) a (3.9), kterým toto ekvilibrium odpovídá:

$$J_{E_3} = \begin{pmatrix} -i^*(\beta N^* - b\sigma - \alpha) & i^*\beta(1 - i^*) \\ -N^*(b\sigma + \alpha) & -d_1 N^* \end{pmatrix}.$$

Pro určení stability vypočteme determinant $\det J_{E_3}$ a stopu $tr J_{E_3}$ matice J_{E_3} . Ekvilibrium je stabilní, pokud je stopa záporná a determinant kladný.

$$tr J_{E_3} = -(i^*(\beta N^* - b\sigma - \alpha) + d_1 N^*), \quad (3.12)$$

$$\det J_{E_3} = d_1 N^* i^*(\beta N^* - b\sigma - \alpha) + \beta N^* i^*(1 - i^*)(b\sigma + \alpha). \quad (3.13)$$

Z obrázku 3.1 lze vidět, že pokud ekvilibrium E_3 existuje, je $N^* > \frac{b\sigma + \alpha}{\beta}$, a proto je výraz $\beta N^* - b\sigma - \alpha$ vždy kladný. Z toho vyplývá, že stopa je záporná a determinant kladný, a tedy endemické ekvilibrium E_3 je stabilní, pokud existuje ($R_0 > 1$ a $0 < \sigma < 1$).

4. Ekvilibrium $E_4 = (1, 0)$:

$$J_{E_4} = \begin{pmatrix} b + \alpha & 0 \\ 0 & -(d + \alpha) \end{pmatrix}.$$

První vlastní číslo $b + \alpha$ je kladné a druhé $-(d + \alpha)$ je záporné, ekvilibrium je tedy nestabilní.

5. Ekvilibrium $E_5 = \left(\frac{\beta(b - d) - d_1(b + \alpha)}{\beta(b + \alpha)}, \frac{b + \alpha}{\beta} \right)$:

Dosazením za $\sigma = 1$ a upravením Jacobiho matice pomocí rovnic:

$$\beta N - \alpha - b = 0,$$

$$b(1 - i) - (d + d_1 N - \alpha i) = 0,$$

které toto ekvilibrium splňuje, získáváme:

$$J_{E_5} = \begin{pmatrix} 0 & i^*\beta(1-i^*) \\ -N^*(b+\alpha) & -d_1N^* \end{pmatrix}.$$

Vypočteme stopu a determinant. Protože

$$\text{tr} J_{E_5} = -d_1N^* < 0,$$

$$\det J_{E_5} = \beta N^* i^* (b+\alpha)(1-i^*) > 0,$$

je ekvilibrium E_5 stabilní, pokud existuje, tedy $\sigma = 1$ a $R_0 > 1$.

Dulacovo kritérium Kromě ekvilibrií mohou v systému daném modelem (3.1) existovat také limitní cykly. Pomocí Dulacova kritéria můžeme existenci limitních cyklů vyloučit a dokázat, že endemická ekvilibria jsou globálně stabilní. Kritérium určíme ze soustavy rovnic (3.1), kterou si přepíšeme na:

$$\frac{dS}{dt} = bS + bI - bI\sigma - \beta SI - dS - d_1S^2 - d_1SI,$$

$$\frac{dI}{dt} = \beta SI - (d + d_1S + d_1I)I - \alpha I.$$

Nyní zvolme funkci $B = 1/SI$. Máme tak:

$$B \frac{dS}{dt} = \frac{1}{SI} \frac{dS}{dt} = \frac{b}{I} + \frac{b}{S} - \frac{b\sigma}{S} - \beta - \frac{d}{I} - \frac{d_1S}{I} - d_1, \quad (3.14)$$

$$B \frac{dI}{dt} = \frac{1}{SI} \frac{dI}{dt} = \beta - \frac{d + d_1S + d_1I}{S} - \frac{\alpha}{S}.$$

Vypočteme parciální derivace (3.14) podle proměnných S a I a sečteme je:

$$\frac{\partial}{\partial S} \left(B \frac{dS}{dt} \right) + \frac{\partial}{\partial I} \left(B \frac{dI}{dt} \right) = - \left(\frac{b(1-\sigma)}{S^2} + \frac{d_1}{I} + \frac{d_1}{S} \right).$$

Získáme výraz, který je pro $S > 0$ a $I > 0$ vždy záporný, proto v této oblasti neexistuje žádná uzavřená trajektorie a endemické ekvilibrium E_3 je globálně stabilní (přitahuje všechny trajektorie s $S(0) > 0$ a $I(0) > 0$), pokud existuje. Pokud ekvilibrium E_3 neexistuje, je globálně stabilní ekvilibrium E_2 . Protože právě provedený výpočet platí i pro $\sigma = 1$, lze totéž říci i o endemickém ekvilibriu E_5 .

3.3 Kontrola populace škůdců

Infekční nemoci mohou být využity ke kontrole populace škůdců. Cílem kontroly je snížit velikost populace škůdců prostřednictvím zvýšení mortality nebo snížení natality jedinců v populaci [4]. V této části budeme posuzovat účinnost kontroly v závislosti na změnách určitých parametrů, konkrétně parametrů σ a α .

Budeme uvažovat endemické ekvilibrium $E_3 = (i^*, N^*)$, které je určeno vztahy (3.6) a (3.5). Do vrstevnicového grafu zakreslíme funkci $U(\sigma, \alpha)$, která vyjadřuje účinnost kontroly škůdce. Funkci účinnosti budeme definovat jako:

$$U(\sigma, \alpha) = 1 - \frac{N^*(\sigma, \alpha)}{K}. \quad (3.15)$$

Účinnost je tedy maximální, $U = 1$, pokud $N^* = 0$, a minimální, $U = 0$, pokud $N^* = K$. Účinnost kontroly je vykreslena na obrázku 3.2. Na obrázku 3.2a vidíme, že nejefektivnější bude účinnost kontroly při vysokých hodnotách σ , tedy pokud je vysoké proporcionální snížení reprodukce, a při nízkých hodnotách α , kdy je nízká úmrtnost populace kvůli nemoci. Pokud se α o něco zvýší, bude lepší účinnost kontroly při střední až vysoké hodnotě σ . Účinnost se bude snižovat při nízkých hodnotách σ i α , nebo při vysokých hodnotách α a pro jakékoliv σ .

Z obrázku 3.2b, kdy jsme zvýšili hodnotu přenosového parametru β , je patrné, že účinnost bude vysoká pro malé α a vysoké σ , nebo pro střední α a jakékoliv σ . Naopak malá účinnost bude pro malé α a malé σ , nebo pro velké α a libovolnou hodnotu σ .

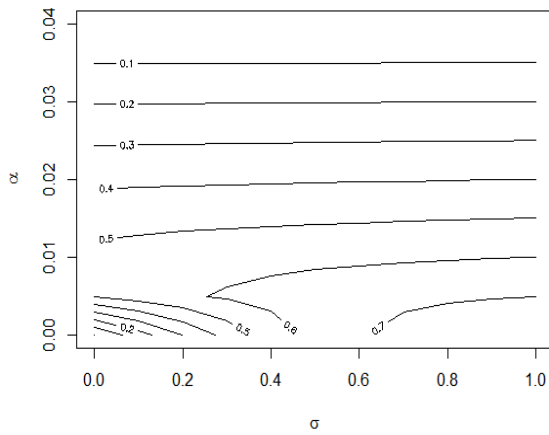
Zvýšíme-li hodnotu parametru β ještě více (obrázek 3.2c), vidíme, že účinnost v podstatě závisí pouze na parametru α . Nejúčinnější bude kontrola pro malé α . Naopak účinnost bude malá pro velmi malé α , nebo pro α vysoké.

Se změnou ostatních parametrů získáme kvalitativně podobné výsledky, což je patrné na obrázku 3.2d, kde i v tomto případě bude mít účinnost kontroly vysoký efekt při vysoké hodnotě parametru σ a malé hodnotě α . Účinnost pak bude malá pro malé α a malé σ , nebo pro vysoké α a jakékoliv σ .

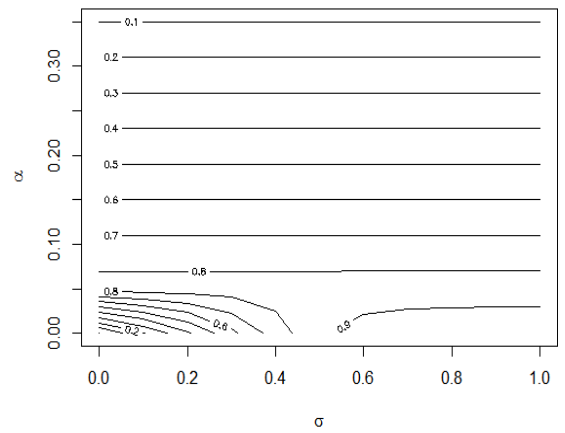
Z předchozího popisu můžeme tedy říci, že pokud je přenosová rychlost β malá, je pro kontrolu vhodné vnést do populace infekci s vysokou hodnotou parametru σ a malou hodnotou α . Pro vyšší koeficient β by také bylo vhodné použít infekci s vysokým σ a malým α , nebo

se střední hodnotou α a s jakýmkoliv σ . Pro vysokou hodnotu koeficientu β potom účinnost závisí pouze na parametru α , kdy je vhodné použít infekci se středně velkým α .

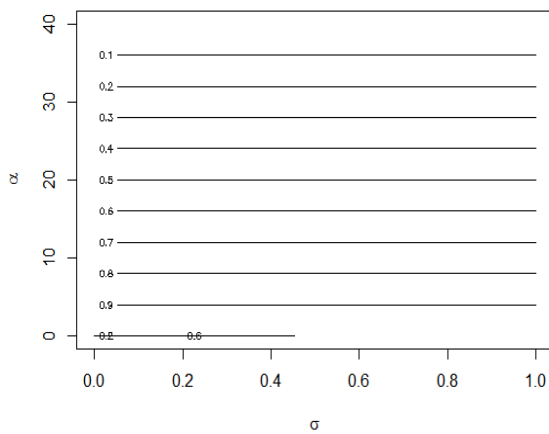
Na obrázku 3.3 jsou znázorněny jednotlivé složky i^* a N^* endemického ekvilibrria E_3 jako funkce parametrů σ a α . Z obrázku je patrné, že největší procento nemocných bude při nízkých hodnotách σ a poměrně malém α a hustota populace bude malá pro malé α a velké σ .



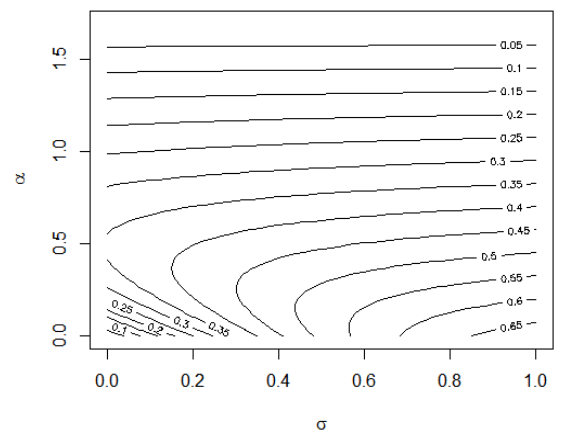
(a)



(b)

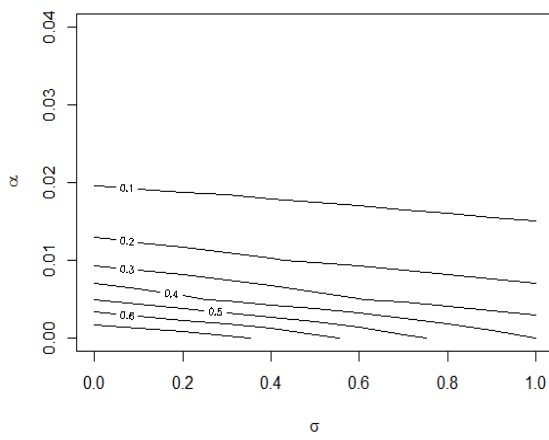


(c)

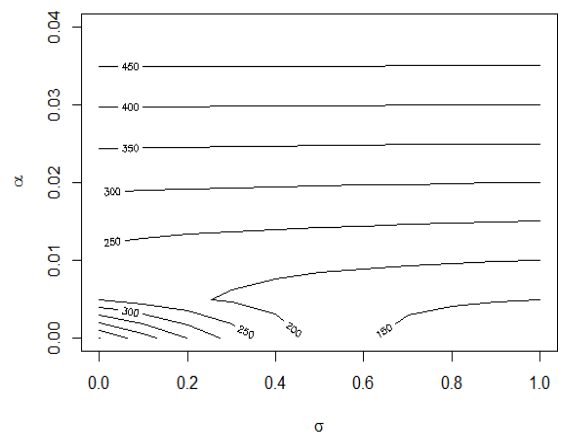


(d)

Obrázek 3.2: Účinnost U kontroly škůdce daná vztahem (3.15) jako funkce proměnných σ a α . Hodnoty parametrů: $b = 0.01, d = 0.005, K = 500$, (a) $\beta = 0.0001$, (b) $\beta = 0.0008$, (c) $\beta = 0.08$. Pro panel (d) pak $b = 0.1, d = 0.05, K = 500, \beta = 0.002$. V oblasti parametrů σ a α zobrazené na jednotlivých panelech platí $R_0 > 1$.



(a)



(b)

Obrázek 3.3: Funkce (a) i^* a (b) N^* proměnných σ a α . Hodnoty parametrů odpovídají panelu (a) z obrázku 3.2: $b = 0.01, d = 0.005, K = 500, \beta = 0.0001$. V oblasti parametrů σ a α zobrazené na jednotlivých panelech platí $R_0 > 1$.

Kapitola 4

Model se dvěma infekcemi

V předchozím modelu jsme uvažovali šíření jedné infekce v populaci. Je také možné vnést do populace dvě infekce, kde každá bude mít jeden efekt, tedy proporcionální snížení reprodukce σ a aditivní zvýšení mortality α . Předpokládáme, že jedinci nemohou mít zároveň obě infekce. Populaci rozdělíme do tří tříd. V první třídě S jsou náchylní jedinci a ve zbylých dvou třídách jsou infekční jedinci rozdělení podle typu infekce. Ve třídě I_1 jsou jedinci, kteří umírají kvůli nemoci rychlostí $\alpha > 0$, a ve třídě I_2 jsou jedinci, kteří mají sníženou reprodukci kvůli nemoci, $0 < \sigma \leq 1$. Celková velikost populace bude $N = S + I_1 + I_2$. Předpokládáme, že nemocní jedinci se neuzdravují a zůstávají ve třídách I_1 a I_2 . Nepředpokládáme možnost superinfekce. Jedinci se rozmnožují rychlostí b . Přirozená mortalita jedinců je $d + d_1N$, čili opět uvažujeme hustotní závislost. Rychlosti přenosu jednotlivých infekcí jsou β_1SI_1 a β_2SI_2 . Model bude vypadat takto:

$$\begin{aligned}\frac{dS}{dt} &= b(S + I_1 + (1 - \sigma)I_2) - \beta_1SI_1 - \beta_2SI_2 - (d + d_1N)S, \\ \frac{dI_1}{dt} &= \beta_1SI_1 - (d + d_1N)I_1 - \alpha I_1, \\ \frac{dI_2}{dt} &= \beta_2SI_2 - (d + d_1N)I_2.\end{aligned}\tag{4.1}$$

V nepřítomnosti nemoci roste hostitelská populace logisticky:

$$\frac{dN}{dt} = bN - (d + d_1N)N = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right),\tag{4.2}$$

kde uvažujeme $r = b - d > 0$ a $K = (b - d)/d_1 > 0$, předpokládáme tedy $b > d$.

4.1 Analýza modelu

V této části analyzujeme model (4.1). Vypočteme základní reprodukční číslo R_0 , najdeme ekvilibria modelu a zjistíme jejich existenci.

Začneme s výpočtem základního reprodukčního čísla R_0 modelu (4.1). K jeho výpočtu použijeme metodu pro složitější epidemiologické modely, jejíž postup je detailně vysvětlen například v práci [1].

Nechť vektor $x = (I_1, I_2, S)'$ je vektor stavových proměnných, které jsou uspořádány tak, aby první dvě odpovídaly infekčním jedincům. Nyní sestavíme vektor $\mathcal{F}(x)$, který určuje rychlost, s jakou se objeví nová infekce v dané třídě:

$$\mathcal{F}(x) = \begin{pmatrix} \beta_1 S I_1 \\ \beta_2 S I_2 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Dále sestavíme vektor $\mathcal{V}(x)$, jehož složky odpovídají rozdílu rychlostí odchodů a příchodů (jiným způsobem než infekcí) do dané třídy:

$$\mathcal{V}(x) = \begin{pmatrix} (d + d_1 N) I_1 + \alpha I_1 \\ (d + d_1 N) I_2 \\ \beta_1 S I_1 + \beta_2 S I_2 + (d + d_1 N) S - b(S + I_1 + (1 - \sigma) I_2) \end{pmatrix}.$$

Potom můžeme určit matice F a V , jejichž dimenze odpovídá počtu infekčních tříd a jejichž složky jsou parciální derivace $\mathcal{F}(x)$ a $\mathcal{V}(x)$ podle proměnných I_1 a I_2 v bodě ekvilibria bez nemoci $(0, 0, K)$, které jsme získali z rovnice (4.2). Máme tedy:

$$F = \begin{pmatrix} \beta_1 K & 0 \\ 0 & \beta_2 K \end{pmatrix}, \quad V = \begin{pmatrix} d + d_1 K + \alpha & 0 \\ 0 & d + d_1 K \end{pmatrix} \Big|_{b=d+d_1 K} = \begin{pmatrix} b + \alpha & 0 \\ 0 & b \end{pmatrix}.$$

Potom určíme matici

$$FV^{-1} = \begin{pmatrix} \frac{\beta_1 K}{b + \alpha} & 0 \\ 0 & \frac{\beta_2 K}{b} \end{pmatrix}. \quad (4.3)$$

Vlastní čísla této matice jsou:

$$R_1 = \frac{\beta_1 K}{b + \alpha} \quad \text{a} \quad R_2 = \frac{\beta_2 K}{b}.$$

Základní reprodukční číslo R_0 je spektrálním poloměrem matice FV^{-1} a pro model (4.1) je tedy rovno největšímu z těchto vlastních čísel v absolutní hodnotě [1]: $R_0 = \max\{R_1, R_2\}$. Obvykle se matice FV^{-1} nazývá „matice příští generace“ (*angl. next generation matrix*) [1].

Nyní transformujeme model (4.1) do nových proměnných. Zavedeme tři proměnné: $i_1 = I_1/N$, $i_2 = I_2/N$ a $N = S + I_1 + I_2$, kde $i_1, i_2 \in [0, 1]$. Transformovaný model pak vypadá takto:

$$\begin{aligned}\frac{di_1}{dt} &= i_1[\beta_1 N(1 - i_1 - i_2) - \alpha - b(1 - i_2\sigma) + \alpha i_1], \\ \frac{di_2}{dt} &= i_2[\beta_2 N(1 - i_1 - i_2) - b(1 - i_2\sigma) + \alpha i_1], \\ \frac{dN}{dt} &= N[b(1 - i_2\sigma) - (d + d_1 N) - \alpha i_1].\end{aligned}\tag{4.4}$$

Pravé strany všech rovnic modelu (4.4) položíme rovny nule a nalezneme tato ekvilibria: extinkční ekvilibrium $E_1 = (0, 0, 0)$ a ekvilibrium bez nemoci $E_2 = (0, 0, K)$, která existují vždy, dále stěnová ekvilibria $E_3 = (0, i_2^*, N^*)$ a $E_4 = (i_1^*, 0, N^*)$ a nakonec endemické ekvilibrium $E_5 = (i_1^*, i_2^*, N^*)$. Pokud bude $\sigma = 1$ nalezneme nové ekvilibrium $E_6 = (0, 1, 0)$ a místo ekvilibria E_3 nalezneme ekvilibrium $E_7 = (0, i_2^*, N^*)$. Konkrétní hodnoty ekvilibrií dále vypočteme a vyřešíme jejich existenci. (Poznamenejme, že složky ekvilibrií i_1^* , i_2^* a N^* se vždy vztahují k jinému ekvilibriu, mají tedy pokaždé jiné hodnoty).

V případě stěnových ekvilibrií E_3 a E_4 přejde systém (4.4) na předchozí systém se dvěma rovnicemi (3.2) a bude pro něj platit, že pokud je $i_1 = 0$, bude $\alpha = 0$ a pokud je $i_2 = 0$, bude $\sigma = 0$.

Ekvilibrium E_3 vyjádříme z této soustavy rovnic:

$$\beta_2 N(1 - i_2) - b(1 - i_2\sigma) = 0,\tag{4.5}$$

$$b(1 - i_2\sigma) - d - d_1 N = 0.\tag{4.6}$$

Bude mít tedy tvar:

$$N^* = \frac{1}{2d_1\beta_2} \left(-\beta_2(d - b + b\sigma) + d_1 b\sigma + \sqrt{[\beta_2(d - b + b\sigma) - d_1 b\sigma]^2 + 4d_1\beta_2 b\sigma d} \right),\tag{4.7}$$

$$i_2^* = 1 - \frac{d + d_1 N^*}{\beta_2 N^*}. \quad (4.8)$$

Pomocí předchozí grafické analýzy existence endemického ekvilibria modelu (3.2) určíme i existenci ekvilibria E_3 . Průnik nulklin (4.5) a (4.6) je znázorněn na obrázku 4.1a. Aby tento průnik existoval, musí být $K > b/\beta_2$. Proto ekvilibrium $E_3 = (0, i_2^*, N^*)$ bude existovat, pokud bude $R_2 > 1$ a $\sigma \in (0, 1)$.

Druhé stěnové ekvilibrium E_4 vyjádříme z této soustavy rovnic:

$$\beta_1 N(1 - i_1) - \alpha - b + \alpha i_1 = 0, \quad (4.9)$$

$$b - d - d_1 N - \alpha i_1 = 0. \quad (4.10)$$

Jeho hodnoty jsou:

$$N^* = \frac{1}{2d_1\beta_1} \left(-\beta_1(d - b + \alpha) + \alpha d_1 + \sqrt{[\beta_1(d - b + \alpha) - \alpha d_1]^2 + 4d_1\beta_1\alpha(\alpha + d)} \right), \quad (4.11)$$

$$i_1^* = 1 - \frac{d + d_1 N^* + \alpha}{\beta_1 N^*}. \quad (4.12)$$

Existenci určíme stejně jako v předchozím případě. Průnik nulklin (4.9) a (4.10) je znázorněn na obrázku 4.1b. Opět pro existenci ekvilibria musí platit, že $K > (b + \alpha)/\beta_1$. Proto ekvilibrium $E_4 = (i_1^*, 0, N^*)$ bude existovat, pokud je $R_1 > 1$ a $\sigma \in (0, 1)$.

Také v případě ekvilibrií E_6 a E_7 přejde původní systém na systém rovnic z předchozího modelu (3.7), kde $\sigma = 1$. Nová soustava rovnic pro studium ekvilibria E_6 bude:

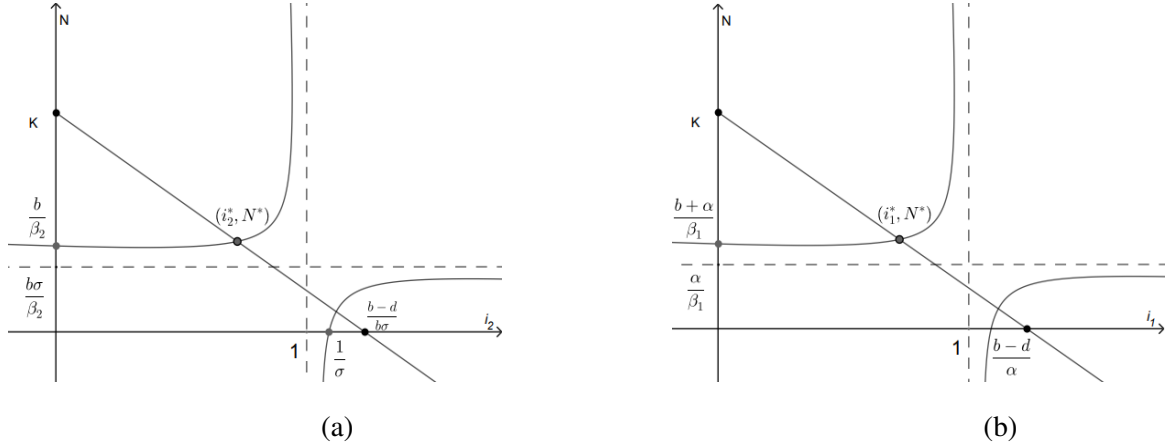
$$\frac{di_2}{dt} = i_2(1 - i_2)(\beta_2 N - b), \quad (4.13)$$

$$\frac{dN}{dt} = N[b(1 - i_2) - (d + d_1 N)].$$

Ekvilibrium $E_6 = (0, 1, 0)$ existuje, pokud je $\sigma = 1$. Ekvilibrium E_7 určíme ze soustavy rovnic:

$$\beta_2 N - b = 0, \quad (4.14)$$

$$b(1 - i_2) - (d + d_1 N) = 0.$$



Obrázek 4.1: Existence stěnových ekvilií (a) E_3 , (b) E_4 modelu (4.4). Hyperbolické křivky odpovídají nulklinám (a) (4.5), (b) (4.9). Klesající lineární křivky odpovídají nulklinám (a) (4.6), (b) (4.10).

Toto ekvilibrium má tvar:

$$E_7 = \left(0, \frac{\beta_2(b-d) - d_1b}{\beta_2b}, \frac{b}{\beta_2} \right).$$

Aby ekvilibrium E_7 existovalo, musí být splněny tyto podmínky: $\beta_2(b-d) - d_1b > 0$ a $\frac{\beta_2(b-d) - d_1b}{\beta_2b} < 1$. Druhá podmínka je splněna vždy, protože po dosazení $N^* = b/\beta_2$ získáme $N^* > -d/d_1$, což platí vždy. Po úpravě první podmínky dostaneme $\beta_2K/b > 1$. Výraz na levé straně je roven číslu R_2 , proto ekvilibrium E_7 existuje, pokud je $R_2 > 1$ (a $\sigma = 1$).

Endemické ekvilibrium $E_5 = (i_1^*, i_2^*, N^*)$ se nachází v průsečíku těchto nulklin:

$$\begin{aligned} \beta_1N(1 - i_1 - i_2) - \alpha - b(1 - i_2\sigma) + \alpha i_1 &= 0, \\ \beta_2N(1 - i_1 - i_2) - b(1 - i_2\sigma) + \alpha i_1 &= 0, \\ b(1 - i_2\sigma) - (d + d_1N) - \alpha i_1 &= 0. \end{aligned} \tag{4.15}$$

Hodnoty endemického ekvilibria získáme vyřešením této soustavy tří rovnic se třemi neznámými:

$$\begin{aligned} i_1^* &= 1 - \frac{1}{\alpha - b\sigma} \left(\alpha - b - \frac{\alpha^2 d_1}{\beta_2 \alpha - d(\beta_1 - \beta_2)} + \frac{\beta_2 \alpha}{\beta_1 - \beta_2} \right) - \frac{\alpha d_1}{\beta_2 \alpha - d(\beta_1 - \beta_2)}, \\ i_2^* &= \frac{1}{\alpha - b\sigma} \left(\alpha - b - \frac{\alpha^2 d_1}{\beta_2 \alpha - d(\beta_1 - \beta_2)} + \frac{\beta_2 \alpha}{\beta_1 - \beta_2} \right), \\ N^* &= \frac{\beta_2 \alpha - d(\beta_1 - \beta_2)}{d_1(\beta_1 - \beta_2)}. \end{aligned} \quad (4.16)$$

Aby ekvilibrium E_5 existovalo, musí být $N^* > 0$. To je splněno, pokud $1 < \frac{\beta_1}{\beta_2} < 1 + \frac{\alpha}{d}$. Protože určit podmínky, kdy je $0 < i_1^* < 1$ a $0 < i_2^* < 1$ je obtížné, budeme existenci a stabilitu endemického ekvilibria E_5 zkoumat současně pomocí numerických simulací v následující části.

4.2 Stabilita ekvilibrií

V této části vyřešíme stabilitu nalezených ekvilibrií pomocí Jacobiho matice systému (4.4), která má tvar:

$$J = \begin{pmatrix} \beta_1 N(1 - 2i_1 - i_2) - b(1 - i_\sigma) - \alpha(1 - 2i_1) & i_1(b\sigma - \beta_1 N) & i_1 \beta_1(1 - i_1 - i_2) \\ i_2(\alpha - \beta_2 N) & \beta_2 N(1 - i_1 - 2i_2) - b(1 - 2i_2) + \alpha i_1 & i_2 \beta_2(1 - i_1 - i_2) \\ -\alpha N & -Nb\sigma & b(1 - i_2) - d - 2d_1 N - \alpha i_1 \end{pmatrix}.$$

Dále vyjádříme Jacobiho matici v konkrétních ekvilibriích.

1. Ekvilibrium $E_1 = (0, 0, 0)$:

$$J_{E_1} = \begin{pmatrix} -(b + \alpha) & 0 & 0 \\ 0 & -b & 0 \\ 0 & 0 & b - d \end{pmatrix}.$$

Vlastní čísla se nacházejí na diagonále. Protože předpokládáme, že $b - d > 0$, bude toto ekvilibrium vždy nestabilní.

2. Ekvilibrium $E_2 = (0, 0, K)$:

$$J_{E_2} = \begin{pmatrix} \beta_1 K - b - \alpha & 0 & 0 \\ 0 & \beta_2 K - b & 0 \\ -\alpha K & -Kb\sigma & b - d - 2d_1 K \end{pmatrix}.$$

Třetí vlastní číslo můžeme upravit dosazením za $K = (b - d)/d_1$ na $-(b - d)$. Toto vlastní číslo je záporné. Ekvilibrum E_2 bude tedy stabilní, pokud bude $\beta_1 K - b - \alpha < 0$ a zároveň $\beta_2 K - b < 0$, tedy pokud je $R_1 < 1$ a $R_2 < 1$. Pokud bude alespoň jedno z čísel R_1 nebo R_2 větší než jedna, bude ekvilibrum E_2 nestabilní.

3. Ekvilibrum $E_3 = (0, i_2^*, N^*)$:

Jacobiho matici upravíme pomocí rovnic (4.5) a (4.6) na

$$J_{E_3} = \begin{pmatrix} -b(1 - i_2^*\sigma) & 0 & 0 \\ -i_2^*\beta_2 N^* & -i_2^*(\beta_2 N^* - b\sigma) & i_2^*\beta_2(1 - i_2^*) \\ 0 & -N^*b\sigma & -d_1 N^* \end{pmatrix}.$$

Determinant $|\lambda I - J_{E_3}|$ rozvineme podle prvního řádku. Získáme tak jedno vlastní číslo ve tvaru $-b(1 - i_2^*\sigma)$, které je záporné, pokud ekvilibrum E_3 existuje, protože jistě platí $i_2^*\sigma < 1$ pro $i_2^* \in (0, 1)$ a $\sigma \in (0, 1)$. Aby ekvilibrum E_3 bylo stabilní, musí mít zbylá dvě vlastní čísla záporné reálné části. Tyto vlastní čísla odpovídají kořenům charakteristické rovnice $\lambda^2 + a_1\lambda + a_0 = 0$, kde

$$\begin{aligned} a_1 &= i_2^*(\beta_2 N^* - b\sigma) + d_1 N^*, \\ a_0 &= d_1 N^* i_2^*(\beta_2 N^* - b\sigma) + \beta_2 N^* i_2^* b\sigma (1 - i_2^*). \end{aligned}$$

Podle Routhova-Hurwitzova kritéria jsou reálné části vlastních čísel záporná, pokud jsou koeficienty a_1 a a_0 kladné. Koeficient $-a_1$ odpovídá (až na $\alpha = 0$) stopě Jacobiho matice (3.12) pro endemické ekvilibrum modelu (3.2). Víme tedy, že koeficient a_1 je kladný. Koeficient a_0 odpovídá determinantu Jacobiho matice (3.13), proto je také kladný. Ekvilibrum E_3 je tedy stabilní, pokud existuje ($R_2 > 1$ a $\sigma \in (0, 1)$).

4. Ekvilibrum $E_4 = (i_1^*, 0, N^*)$:

Jacobiho matici upravíme pomocí rovnic (4.9) a (4.10) na:

$$J_{E_4} = \begin{pmatrix} -i_1^*(\beta_1 N^* - \alpha) & -i_1^*\beta_1 N^* & i_1^*\beta_1(1 - i_1^*) \\ 0 & -b + \alpha i_1^* & 0 \\ -\alpha N^* & 0 & -d_1 N^* \end{pmatrix}.$$

Stabilitu vyřešíme stejně jako u předchozího ekvilibria. Determinant $|\lambda I - J_{E_4}|$ rozvíjíme pomocí druhého řádku. Získáme jedno vlastní číslo $-b + \alpha i_1^*$, které je záporné, protože $i_1^* < (b - d)/\alpha < b/\alpha$ pro $i_1^* \in (0, 1)$, což je vidět z obrázku 4.1b. Zbývá dvě vlastní čísla odpovídající kořenům charakteristické rovnice $\lambda^2 + a_1\lambda + a_0 = 0$, kde

$$\begin{aligned} a_1 &= i_1^*(\beta_1 N^* - \alpha) + d_1 N^*, \\ a_0 &= d_1 N^* i_1^*(\beta_1 N^* - \alpha) + \beta_1 N^* i_1^* \alpha (1 - i_1^*). \end{aligned}$$

Koeficienty $-a_1$ a a_0 opět odpovídají stopě (3.12) a determinantu (3.13) Jacobiho matice pro endemické ekvilibrium modelu (3.2), tentokrát pro $\sigma = 0$. Víme tedy, že koeficienty a_1 a a_0 jsou kladné, a tedy i zbylá dvě vlastní čísla mají záporné reálné části. Proto je ekvilibrium E_4 stabilní, pokud existuje ($R_1 > 1$, $\sigma \in (0, 1)$).

5. Ekvilibrium $E_5 = (i_1^*, i_2^*, N^*)$:

$$J_{E_5} = \begin{pmatrix} i_1^*(\alpha - \beta_1 N^*) & i_1^*(b\sigma - \beta_1 N^*) & i_1^* \beta_1 (1 - i_1^* - i_2^*) \\ i_2^*(\alpha - \beta_2 N^*) & i_2^*(b\sigma - \beta_2 N^*) & i_2^* \beta_2 (1 - i_1^* - i_2^*) \\ -\alpha N^* & -N^* b\sigma & -d_1 N^* \end{pmatrix}.$$

Na určení stability bychom i zde mohli určit koeficienty charakteristického polynomu třetího stupně a použít Routhovo-Hurwitzovo kritérium. Protože jsou však výsledné podmínky složité a neumožňují jasný vhled na chování systému, vyšetříme stabilitu numericky a určíme, kdy pro dané parametry bude endemické ekvilibrium existovat a kdy bude stabilní (obrázek 4.2). Existenci a stabilitu jsme určili v závislosti na parametrech σ a α , ostatní parametry jsou dané, měníme jen koeficienty přenosu u obou infekcí β_1 a β_2 . Ve všech případech uvažujeme $R_1 > 1$ a $R_2 > 1$, což znamená, že stěnová ekvilibria $E_3 = (0, i_2^*, N^*)$ a $E_4 = (i_1, 0, N^*)$ jsou stabilní a naopak $E_1 = (0, 0, 0)$ a $E_2 = (0, 0, K)$ jsou nestabilní.

Na obrázku 4.2a lze vidět, že pokud je koeficient β_1 větší než koeficient β_2 , bude endemické ekvilibrium existovat a bude stabilní pro malé α a $\sigma \in (0, 1)$, se zvyšujícím se α bude stabilní pro stále menší interval pro σ , a pro vysoké hodnoty α endemické ekvilibrium neexistuje. Podobný případ je také na obrázku 4.2b, pouze s nižší hodnotou koeficientu β_1 . Na obrázku 4.2c jsou oba koeficienty β_1 a β_2 malé, v tomto případě

endemické ekvilibrium neexistuje buď pro malé α , nebo pro velké α . Stabilní bude pro střední α a $\sigma \in (0, 1)$, pro větší α bude stabilní pro menší σ . Na obrázku 4.2d lze vidět, že pro vysoké σ a malé α endemické ekvilibrium existuje, avšak je nestabilní, kdežto pro malé σ a malé α bude stabilní. Pro vysoké hodnoty α potom endemické ekvilibrium neexistuje. V případě obrázku 4.2d byly koeficienty β_1 a β_2 o trochu zvýšeny než v předchozím případě. Pokud jsou obě hodnoty β_1 a β_2 vysoké (například $\beta_1 = 0.008$ a $\beta_2 = 0.007$), nebo obě nízké (například $\beta_1 = 0.0001$ a $\beta_2 = 0.00007$), endemické ekvilibrium neexistuje pro žádnou kombinaci parametrů α a σ , pro které je $R_1 > 1$ a $R_2 > 1$.

6. Ekvilibrium $E_6 = (0, 1, 0)$:

$$J_{E_6} = \begin{pmatrix} -\alpha & 0 & 0 \\ \alpha & b & 0 \\ 0 & 0 & -d \end{pmatrix}.$$

Vlastní čísla se nacházejí na diagonále. Protože $b > 0$, je toto ekvilibrium nestabilní.

7. Ekvilibrium $E_7 = \left(0, \frac{\beta_2(b-d) - d_1b}{\beta_2b}, \frac{b}{\beta_2}\right)$:

Jacobiho matici upravíme pomocí rovnic (4.14) na:

$$J_{E_7} = \begin{pmatrix} -b(1 - i_2^*) & 0 & 0 \\ -i_2^*\beta_2N^* & 0 & i_2^*\beta_2(1 - i_2^*) \\ 0 & -N^*b & -d_1N^* \end{pmatrix}.$$

Determinant $|\lambda I - J_{E_7}|$ rozvineme podle prvního řádku a získáme jedno vlastní číslo $-b(1 - i_2^*)$, které je záporné. Zbývá dvě vlastní čísla odpovídající kořenům charakteristické rovnice $\lambda^2 + a_1\lambda + a_0 = 0$, kde $a_1 = d_1N^*$ a $a_0 = i_2^*N^*b\beta_2(1 - i_2^*)$. Oba koeficienty a_1 a a_0 jsou kladné, proto mají zbylá dvě vlastní čísla záporné reálné části, a tedy ekvilibrium E_7 je stabilní, pokud existuje ($R_2 > 1$ a $\sigma = 1$).

4.3 Kontrola populace škůdců

V této části budeme diskutovat možnost využití dvou infekcí s různými efekty ke kontrole populace škůdců. Strategie kontroly v tomto případě bude spočívat v nalezení vhodných parametrů σ a α a také v určení, jaká nemoc se v populaci ustálí, začneme-li simulaci s danými počátečními podmínkami.

Při tvorbě obrázku 4.3 jsme simulaci spouštěli s počátečními podmínkami $N = 500$, $i_1 = i_2 = 0.002$, ukončili v čase 1000 a určili hodnotu ekvilibria N^* pro dané parametry σ a α . Simulaci systému (4.4) jsme provedli v programovém prostředí R pomocí knihovny deSolve. Poté jsme vykreslili vrstevnicový graf funkce U vyjadřující účinnost kontroly, která má tvar

$$U(\sigma, \alpha) = 1 - \frac{N^*(\sigma, \alpha)}{K}, \quad (4.17)$$

kde N^* je dosažené ekvilibrium (čas $t = 1000$ se ukázal dostatečný pro určení dosaženého ekvilibria). Může se jednat o ekvilibrium $E_3 = (0, i_2^*, N^*)$, $E_4 = (i_1^*, 0, N^*)$ nebo $E_5 = (i_1^*, i_2^*, N^*)$. Ve všech případech byly totiž parametry nastaveny tak, že $R_1 > 1$ a $R_2 > 1$, tedy stěnová ekvilibria E_3 a E_4 existují a jsou stabilní.

K jakému ekvilibriu se populace v daném čase blíží, je zakresleno v obrázku 4.4. (Upozorňujeme, že díky multistabilitě se při jiných nastaveních počátečních podmínek mohou výsledky lišit).

Nyní popíšeme, pro jaké parametry bude účinnost kontroly nejefektivnější (obrázek 4.3) a z obrázku 4.4, určíme o jaké ekvilibrium se pro daný případ jedná.

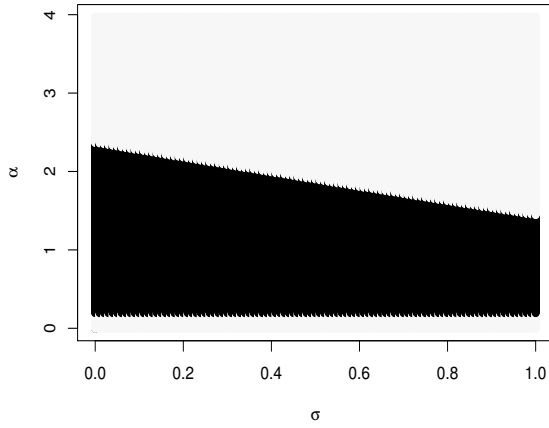
Z obrázku 4.3a je patrné, že nejvyšší účinnost kontroly bude pro středně malé α a jakékoliv σ . V tomto případě se jedná o ekvilibrium E_4 . Účinnost bude nízká pro velmi malé α . Pro velké α závisí účinnost jen na σ , pro všechna taková σ bude účinnost malá.

Na obrázku 4.3b vidíme, že účinnost bude opět nejvyšší pro středně malé α a všechna σ . V tomto případě se pro tyto parametry jedná buď o stěnové ekvilibrium E_4 , nebo o endemické ekvilibrium E_5 . Efektivita účinnosti pak klesá s klesajícím α . Se zvyšujícím se α bude záviset účinnost jen na hodnotě σ a bude nízká pro malé σ a vysoká pro σ velké. V obou případech se jedná o ekvilibrium E_3 .

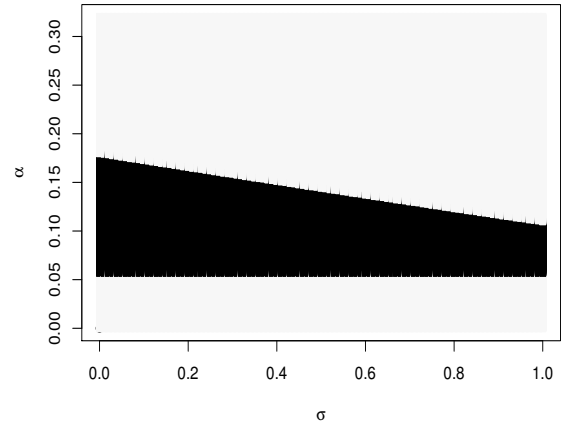
Na obrázku 4.3c vidíme, že účinnost kontroly bude nejvyšší pro středně malé α a vy-

soké σ . Se zvyšujícím se α pak účinnost bude opět záviset jen na hodnotě σ a bude vysoká pro σ velké. V obou případech se jedná o stěnové ekvilibrium E_3 . Účinnost bude vysoká i pro malé α a malé σ v oblasti endemického ekvilibria E_5 . Naopak malá účinnost bude pro malé α a jakékoliv σ , nebo pro malé σ a jakékoliv velké α .

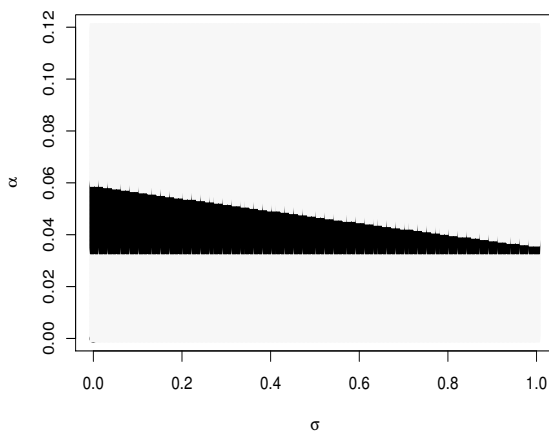
V prvním případě jsme zjistili, že pro účinnou kontrolu by bylo vhodné do populace vnést infekci s přidanou mortalitou odpovídající ekvilibriu $E_4 = (i_1^*, 0, N^*)$, která má střední hodnotu parametru α . I v druhém případě by bylo vhodné vnést do populace tuto infekci s přidanou mortalitou. Nebo také použít infekci s oběma efekty odpovídající ekvilibriu $E_5 = (i_1^*, i_2^*, N^*)$. Ve třetím případě je vhodnější vnést do populace infekci s proporcionálním snížením reprodukce odpovídající ekvilibriu $E_3 = (0, i_2^*, N^*)$, která má vysoký parametr σ . V tomto případě by bylo možné použít i infekce s oběma efekty, které mají malé hodnoty obou parametrů σ a α . Jednotlivé případy se lišily v parametrech β_1 a β_2 .



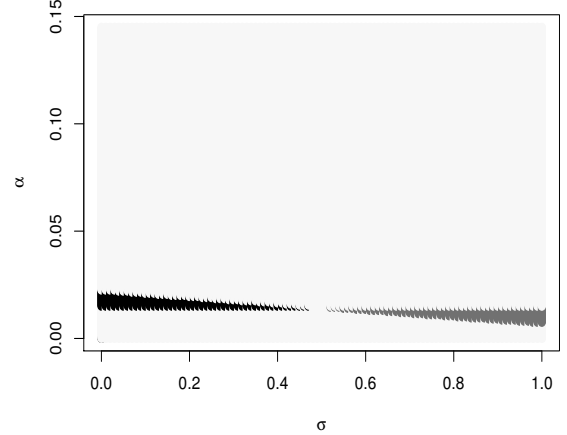
(a)



(b)

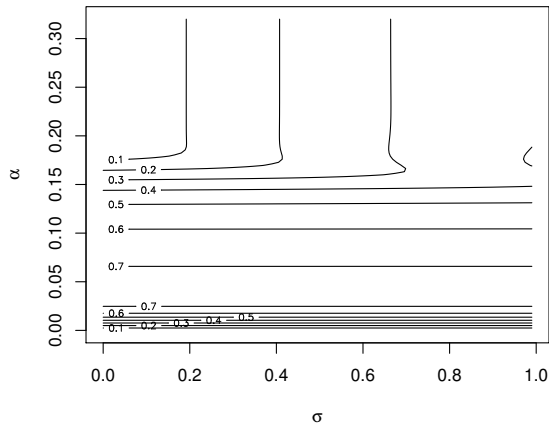


(c)

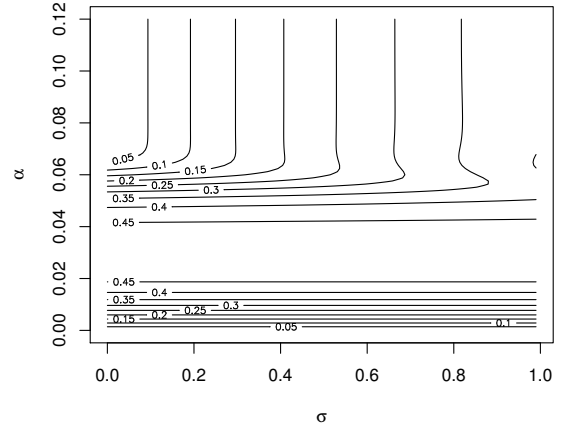


(d)

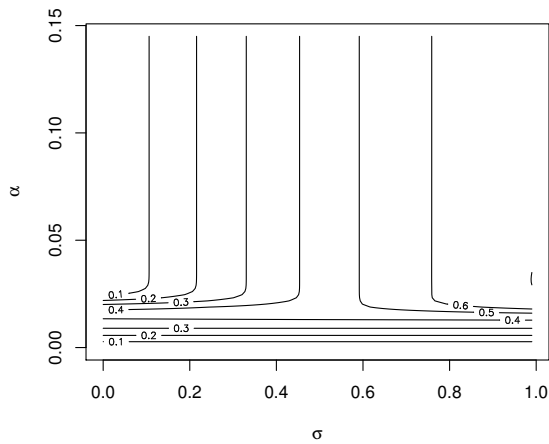
Obrázek 4.2: *Existence a stabilita endemického ekvilibria E_5 (černá barva - ekvilibrium existuje a je stabilní, šedá - ekvilibrium existuje a je nestabilní, bílá - ekvilibrium neexistuje).* Použité parametry: $b = 0.03, d = 0.008, K = 500$, (a) $\beta_1 = 0.008, \beta_2 = 0.0001$, (b) $\beta_1 = 0.0007, \beta_2 = 0.0001$, (c) $\beta_1 = 0.0003, \beta_2 = 0.0001$, (d) $\beta_1 = 0.00035, \beta_2 = 0.0002$.



(a)

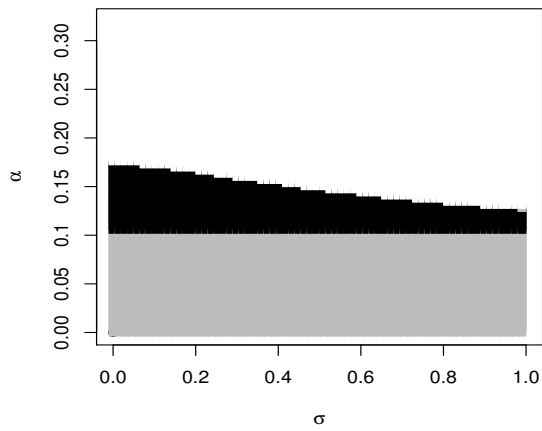


(b)

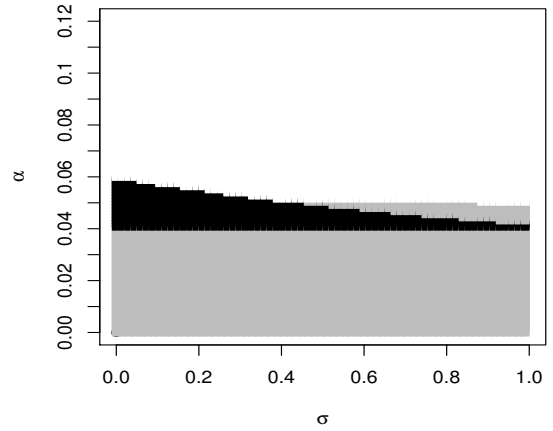


(c)

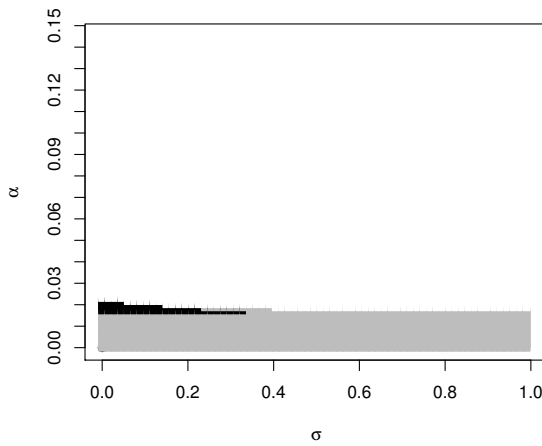
Obrázek 4.3: Účinnost kontroly škůdce U jako funkce (4.17) proměnných σ a α . Použité parametry: $b = 0.03, d = 0.008, K = 500$, (a) $\beta_1 = 0.0007, \beta_2 = 0.0001$, (b) $\beta_1 = 0.0003, \beta_2 = 0.0001$, (c) $\beta_1 = 0.00035, \beta_2 = 0.0002$. Pro oblast parametrů σ a α zobrazenou na jednotlivých panelech platí $R_1 > 1$ a $R_2 > 1$. Simulace systému (4.4) zastavena v čase 1000, počáteční podmínky: $i_1 = 0.002, i_2 = 0.002, N = 500$.



(a)



(b)



(c)

Obrázek 4.4: Dosažené stabilní ekvilibrium z počátečních podmínek $N = 500$, $i_1 = i_2 = 0.002$: černá barva - endemické ekvilibrium $E_5 = (i_1^*, i_2^*, N^*)$, bílá barva - ekvilibrium $E_3 = (0, i_2^*, N^*)$, šedá barva - ekvilibrium $E_4 = (i_1^*, 0, N^*)$. Použité parametry: $b = 0.03$, $d = 0.008$, $K = 500$, (a) $\beta_1 = 0.0007$, $\beta_2 = 0.0001$, (b) $\beta_1 = 0.0003$, $\beta_2 = 0.0001$, (c) $\beta_1 = 0.00035$, $\beta_2 = 0.0002$. Pro oblast parametrů σ a α zobrazenou na jednotlivých panelech platí $R_1 > 1$ a $R_2 > 1$.

Kapitola 5

Závěr

V této práci jsme se zabývali dvěma modely šíření infekčních nemocí v populaci. U prvního modelu jsme uvažovali šíření jedné infekce v populaci způsobující proporcionální snížení reprodukce a aditivní zvýšení mortality. U druhého modelu jsme uvažovali šíření dvou infekcí v populaci, každou s jedním efektem. Předpokládali jsme, že jedinci nemohou mít obě infekce zároveň ani nemůže dojít k superinfekci. Tyto modely jsme analyzovali, určili jsme ekvilibria daných modelů a vyšetřili jejich existenci a stabilitu.

Dále jsme pak diskutovali možnost využití infekcí jako nástrojů ke kontrole škodlivých populací. Určili jsme, pro jaké parametry je vhodné vnést do populace danou infekci a kdy bude mít účinnost kontroly největší efektivitu. U prvního modelu jsme účinnost kontroly posuzovali pro endemické ekvilibrium daného modelu. U druhého modelu jsme postupovali tak, že jsme posuzovali účinnost kontroly vzhledem k ekvilibriu, ke kterému se populace blížíla v určitém čase. Mohlo se tak jednat o jedno ze stěnových ekvilibríí, nebo o endemické ekvilibrium.

Zatímco u prvního modelu se ve většině případů ukázalo, jako efektivnější pro kontrolu vnést do populace infekci s vysokým účinkem sterilizace a malým efektem přidané mortality. U druhého modelu bylo vhodné volit infekci s poměrně malým efektem přidané mortality, která odpovídala stěnovému ekvilibriu E_4 , přičemž na účinku sterilizace nezáleželo. Byl zde ale i případ, kdy bylo vhodnější volit infekci s vysokým účinkem sterilizace, která odpovídala stěnovému ekvilibriu E_3 .

V práci jsme použili programy R a GeoGebra.

Literatura

- [1] BEREK, Luděk. Modeling infectious diseases in humans and animals. HŘEBÍČEK, Jiří a Jiří HOLČÍK, ed. Proceedings of the 6th Summer School on Computational Biology: Deterministic and Stochastic Modelling in Biology and Medicine. Brno: AKADEMICKÉ NAKLADATELSTVÍ CERM, 2010, s. 21-75. ISBN 978-80-7204-698-0.
- [2] BRAUER, Fred. Compartmental Models in Epidemiology. F. BRAUER, J. WU a P. van den DRIESSCHE. Mathematical Epidemiology. Springer, 2008. ISBN 978-3-540-78910-9.
- [3] PERKO, Lawrence. Differential Equations and Dynamical Systems. 3rd ed. New York: Springer-Verlag, 2001. ISBN 0-387-95116-4.
- [4] BEREK, Luděk a Daniel MAXIN. Double impact of sterilizing pathogens: Added value of increased life expectancy on pest control effectiveness. Journal of mathematical biology. 2011, 64(7). 1281-311. DOI: 10.1007/s00285-011-0449-x.
- [5] BEREK, Luděk. Když se matematika potká s biologií: matematická epidemiologie. Pokroky matematiky, fyziky a astronomie. 2018, 63, 91-107.
- [6] WEISSTEIN, Eric W. Routh-Hurwitz Theorem. Wolfram MathWorld [online]. [cit. 2019-04-14]. Dostupné z: <http://mathworld.wolfram.com/Routh-HurwitzTheorem.html>