

Tasa de crecimiento y reproducibilidad para modelos de población con un factor periódico simple

Math. Biosci. 210 (2007) 647-658

<https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01293898>

Nicolas Bacaër

Institut de Recherche pour le Développement, Bondy, Francia

nicolas.bacaer@ird.fr

Rachid Ouifki

SACEMA, Centro de Excelencia DST / NRF en Análisis y Modelado Epidemiológico, Universidad de Stellenbosch, Sudáfrica

Resumen

Para los modelos de población con un coeficiente sinusoidal periódico, mostramos que la tasa de crecimiento y la reproducibilidad son soluciones de ecuaciones simples que involucran fracciones continuas. Como ejemplo, revisamos un modelo SEIS con un período de latencia fijo, un período infeccioso distribuido exponencialmente y una tasa de contacto sinusoidal tomada de [Math. Biosci. 145 (1997) 77-88]. Mostramos que, aparte de unos pocos valores excepcionales de los parámetros, el umbral epidémico no solo depende de la tasa de contacto promedio, sino también de la amplitud de las fluctuaciones.

1. Introducción

Lotka (1939) estudió un modelo de población lineal que vincula el número $B(t)$ nacimientos por unidad de tiempo en el momento t con fertilidad $f(x)$ y mortalidad $\mu(x)$ a la edad x :

$$B(t) = \int_0^{\infty} \phi(x) B(t-x) dx, \quad (1)$$

donde $\phi(x) = f(x) e^{-\int_0^x \mu(y) dy}$. El demostró que $B(t)$ y la población total crece exponencialmente, como e^{rt} , donde r es la única raíz de la ecuación

$$1 = \int_0^{\infty} \phi(x) e^{-rx} dx. \quad (2)$$

Los análogos de tiempo discreto de (1) y (2) son el modelo de matriz de población de Leslie y la ecuación característica de la matriz de Leslie (1945). Euler ya había estudiado un caso particular en 1760. A menudo llamamos (2) "la ecuación de Euler-Lotka". Lotka usó la notación

$$R_0 = \int_0^{\infty} \phi(x) dx. \quad (3)$$

Es el número promedio de descendientes generados por un individuo durante su vida. R_0 es reproducibilidad La población está creciendo ($r > 0$) si $R_0 > 1$. Disminuye ($r < 0$) si $R_0 < 1$. El modelo (1) también aparece en el estudio de la estabilidad lineal del equilibrio libre de enfermedad de los modelos epidémicos: la variable x representa el tiempo transcurrido desde la infección y $B(t)$ La incidencia de infecciones al comienzo de la epidemia (Diekmann y Heesterbeek, 2000).

Muchas poblaciones de animales y plantas y muchas enfermedades infecciosas exhiben fluctuaciones estacionales. Estas fluctuaciones influyen tanto en la tasa de crecimiento como en la reproducibilidad. (Thieme, 1984; Jagers, 1985) reemplaza el modelo (1) por

$$B(t) = \int_0^{\infty} \Phi(t, x) B(t-x) dx, \quad (4)$$

donde $\Phi(t, x)$ es una función periódica de t de periodo T . La tasa de crecimiento r es entonces el único número real para el cual el radio espectral del operador integral lineal, sobre el espacio de las funciones periódicas T continuas, es igual a 1

$$u(t) \mapsto \int_0^{\infty} \Phi(t, x) e^{-rx} u(t-x) dx. \quad (5)$$

(Bacaër y Guernaoui, 2006; Bacaër, 2007) han sugerido que la reproducibilidad se puede definir de la misma manera que el radio espectral del operador

$$u(t) \mapsto \int_0^{\infty} \Phi(t, x) u(t-x) dx$$

en el mismo espacio de T -funciones continuas periódicas. Como antes, $r > 0$ si $R_0 > 1$ y $r < 0$ si $R_0 < 1$. Si $\Phi(t, x)$ no depende de t , estas definiciones y resultados se reducen a los de Lotka.

Ahora supongamos que

$$\Phi(t, x) = [1 + \varepsilon \cos(\omega t)] \phi(x), \quad (6)$$

donde $\omega = 2\pi/T$, $|\varepsilon| \leq 1$ y $\phi \geq 0$. Definimos

$$\xi = \inf \left\{ s \in \mathbb{R}, \quad \int_0^\infty \phi(x) e^{-sx} dx < +\infty \right\}.$$

Asumimos $\xi < 0$. Definimos

$$\phi_n(s) = \int_0^\infty \phi(x) e^{-sx - ni\omega x} dx, \quad n \in \mathbb{Z}, \quad s > \xi. \quad (7)$$

Coale (1972, capítulo 6) ha demostrado con diferentes anotaciones que $r \simeq r_0 + r_2 \varepsilon^2$ para ε pequeño donde r_0 está implícitamente definido y r_2 explícitamente por

$$1 = \phi_0(r_0) \quad , \quad r_2 = -\frac{1}{2\phi_0'(r_0)} \operatorname{Re} \left(\frac{1}{1/\phi_1(r_0) - 1} \right). \quad (8)$$

El símbolo $\operatorname{Re}(z)$ denota la parte real del número complejo z . En (Bacaër, 2007), hemos demostrado de la misma manera que $R_0 \simeq R_{0,0} + R_{0,2} \varepsilon^2$ para ε pequeño donde

$$R_{0,0} = \phi_0(0) \quad , \quad R_{0,2} = \frac{\phi_0(0)}{2} \operatorname{Re} \left(\frac{\phi_1(0)}{\phi_0(0) - \phi_1(0)} \right). \quad (9)$$

En este artículo, adaptamos un método utilizado por (Just, 2000). Mostramos en el caso particular (6) que la tasa de crecimiento y la reproducibilidad son las raíces reales más grandes de las ecuaciones con fracciones continuas.

$$\frac{1}{\phi_0(r)} - 1 = 2 \operatorname{Re} \frac{\varepsilon^2/4}{\frac{1}{\phi_1(r)} - 1 - \frac{\varepsilon^2/4}{\frac{1}{\phi_2(r)} - 1 - \frac{\varepsilon^2/4}{\dots}}}, \quad (10)$$

$$\frac{R_0}{\phi_0(0)} - 1 = 2 \operatorname{Re} \frac{\varepsilon^2/4}{\frac{R_0}{\phi_1(0)} - 1 - \frac{\varepsilon^2/4}{\frac{R_0}{\phi_2(0)} - 1 - \frac{\varepsilon^2/4}{\dots}}}. \quad (11)$$

por todo $|\varepsilon| \leq 1$. Observe nuevamente en el lado derecho que debe tomar la parte real de la fracción continua. Estas ecuaciones relativamente simples se pueden usar para calcular numéricamente la tasa de crecimiento y la reproducibilidad. Si escribimos por ejemplo $r(\varepsilon)$ para insistir en la dependencia de la tasa de crecimiento del parámetro, entonces veremos que generalmente tenemos desigualdad $r(\varepsilon) \neq r(0)$ para $\varepsilon \neq 0$. En otras palabras, el umbral para el crecimiento de la población ($r > 0$) no se puede obtener simplemente promediando el coeficiente periódico, ya que esto sería equivalente a tomar $\varepsilon = 0$. Este punto se ilustra con un modelo de epidemia SEIS / SEIR de (Williams y Dye, 1997), que incluye un período de latencia fijo y un período infeccioso distribuido exponencialmente.

Obtenemos las ecuaciones (10) y (11) en la sección 2. A partir de ellas, encontramos las fórmulas aproximadas (8) y (9) en la sección 3. El modelo epidémico SEIS / SEIR de (Williams y Dye, 1997) se toma como ejemplo en la sección 4. La conclusión menciona otros ejemplos.

2. Prueba de (10) y (11)

Según (Thieme, 1984; Jagers, 1985), el radio espectral del operador lineal positivo (5) es una función decreciente de r y la tasa de crecimiento del modelo (4) es el único número real tal que el radio espectral es igual a 1. En consecuencia, la tasa de crecimiento r es también el número real más grande, de modo que existe una función periódica no trivial $u(t)$ con

$$\int_0^\infty \Phi(t, x) e^{-rx} u(t-x) dx = u(t), \quad \forall t. \quad (12)$$

Consideremos primero el caso donde $\Phi(t, x) = p(t) \phi(x)$ con una función T periódica $p(t)$. Considere las descomposiciones de la serie de Fourier

$$p(t) = \sum_{n \in \mathbb{Z}} p_n e^{ni\omega t}, \quad u(t) = \sum_{n \in \mathbb{Z}} u_n e^{ni\omega t},$$

donde $\omega = 2\pi/T$. Como se señaló (Coale, 1972; Williams y Dye, 1997), la ecuación (12) es equivalente a un sistema infinito de ecuaciones lineales

$$\sum_{n \in \mathbb{Z}} p_{k-n} \phi_n(r) u_n = u_k \quad (k \in \mathbb{Z}), \quad (13)$$

donde ϕ_n se define por (7).

Ahora considere el caso especial donde $p(t) = 1 + \varepsilon \cos(\omega t)$. Porque $p(t) = 1 + \frac{\varepsilon}{2} e^{i\omega t} + \frac{\varepsilon}{2} e^{-i\omega t}$, el sistema (13) está escrito

$$\frac{\varepsilon}{2} \phi_{k-1}(r) u_{k-1} + \phi_k(r) u_k + \frac{\varepsilon}{2} \phi_{k+1}(r) u_{k+1} = u_k \quad (k \in \mathbb{Z}). \quad (14)$$

Podemos adaptar el método utilizado por (Just, 2000) para un sistema tridiagonal similar. Reescribamos el sistema (14)

$$\frac{1}{\phi_k(r)} - 1 = \frac{\varepsilon}{2} \frac{\phi_{k-1}(r)}{\phi_k(r)} \frac{u_{k-1}}{u_k} + \frac{\varepsilon}{2} \frac{\phi_{k+1}(r)}{\phi_k(r)} \frac{u_{k+1}}{u_k}. \quad (15)$$

Si $k = 0$, esta ecuación está escrita

$$\frac{1}{\phi_0(r)} - 1 = \frac{\varepsilon^2/4}{\frac{\varepsilon}{2} \frac{\phi_0(r)}{\phi_{-1}(r)} \frac{u_0}{u_{-1}}} + \frac{\varepsilon^2/4}{\frac{\varepsilon}{2} \frac{\phi_0(r)}{\phi_1(r)} \frac{u_0}{u_1}}. \quad (16)$$

Pero (15), con $k-1$ o $k+1$ reemplazando k , también muestra

$$\frac{\varepsilon}{2} \frac{\phi_k(r)}{\phi_{k-1}(r)} \frac{u_k}{u_{k-1}} = \frac{1}{\phi_{k-1}(r)} - 1 - \frac{\varepsilon^2/4}{\frac{\varepsilon}{2} \frac{\phi_{k-1}(r)}{\phi_{k-2}(r)} \frac{u_{k-1}}{u_{k-2}}}, \quad (17)$$

$$\frac{\varepsilon}{2} \frac{\phi_k(r)}{\phi_{k+1}(r)} \frac{u_k}{u_{k+1}} = \frac{1}{\phi_{k+1}(r)} - 1 - \frac{\varepsilon^2/4}{\frac{\varepsilon}{2} \frac{\phi_{k+1}(r)}{\phi_{k+2}(r)} \frac{u_{k+1}}{u_{k+2}}}. \quad (18)$$

Combinemos (16) y (17) - (18) de forma iterativa. Obtenemos las fracciones continuas

$$\frac{1}{\phi_0(r)} - 1 = \frac{\varepsilon^2/4}{\frac{1}{\phi_{-1}(r)} - 1 - \frac{\varepsilon^2/4}{\frac{1}{\phi_{-2}(r)} - 1 - \frac{\varepsilon^2/4}{\dots}}} + \frac{\varepsilon^2/4}{\frac{1}{\phi_1(r)} - 1 - \frac{\varepsilon^2/4}{\frac{1}{\phi_2(r)} - 1 - \frac{\varepsilon^2/4}{\dots}}}.$$

Porque $\phi_k(r)$ y $\phi_{-k}(r)$ son números conjugados complejos, llegamos a "la ecuación característica" (10). La tasa de crecimiento r es la mejor solución.

La prueba de (11) es similar, comenzando por el problema

$$\int_0^\infty \Phi(t, x) u(t-x) dx = R_0 u(t). \quad (19)$$

R_0 es el mayor número real, para el cual esta ecuación tiene una solución periódica T distinta de cero. Para el caso específico $\Phi(t, x) = (1 + \varepsilon \cos(\omega t)) \phi(x)$, la ecuación (19) conduce a

$$\frac{\varepsilon}{2} \phi_{k-1}(0) u_{k-1} + \phi_k(0) u_k + \frac{\varepsilon}{2} \phi_{k+1}(0) u_{k+1} = R_0 u_k \quad (k \in \mathbb{Z}),$$

y a la ecuación (11).

3. Las fórmulas aproximadas (8) - (9)

A partir de (10) - (11), uno puede encontrar fácilmente las aproximaciones (8) - (9), que se han demostrado de una manera más complicada en (Coale, 1972; Bacaër, 2007).

Comencemos con la tasa de crecimiento r . Busquemos el inicio del desarrollo en serie para ε de forma pequeña $r \simeq r_0 + r_1 \varepsilon + r_2 \varepsilon^2$. Si $\varepsilon = 0$, el lado derecho de (10) se cancela y obtenemos r_0 como solución (única) a la ecuación $\phi_0(r_0) = 1$, que por supuesto es idéntico a la ecuación de Euler-Lotka (2). Por cierto, el cambio $\varepsilon \mapsto -\varepsilon$ corresponde a reemplazar $p(t) = 1 + \varepsilon \cos(\omega t)$ con $p(t - T/2)$. Ahora el operador lineal

$$u(t) \mapsto \int_0^\infty \Phi(t - T/2, x) e^{-rx} u(t-x) dx$$

en el espacio de las funciones periódicas T tiene los mismos valores propios que el operador lineal (5), las funciones propias son desplazadas por $T/2$. Para resaltar la dependencia de r en ε , escribamos $r(\varepsilon)$. Entonces $r(-\varepsilon) = r(\varepsilon)$ y $r_1 = 0$. (Bacaër, 2007) utilizó un argumento similar para la aproximación de la reproducibilidad.

Por lo tanto tenemos $r \simeq r_0 + r_2 \varepsilon^2$ y queda por determinar r_2 . La tasa de crecimiento r es una solución a la ecuación implícita (10). Porque $\phi_0(r_0) = 1$, se tiene

$$\phi_0(r_0) - \phi_k(r_0) = \int_0^\infty \phi(x) e^{-r_0 x} (1 - e^{-ki\omega x}) dx \neq 0$$

para todos $k \geq 1$ (suponiendo, por ejemplo, que la función $\phi(x)$ es estrictamente positivo al menos en un pequeño intervalo). Entonces $\phi_k(r_0) \neq 1$ y $1/\phi_k(r_0) - 1 \neq 0$ para todos $k \geq 1$. Para mantener solo la expresión cuadrática en ε en el lado derecho de la ecuación (10), reemplazamos el denominador por su aproximación de orden más bajo. Reemplazamos $\phi_1(r)$ con $\phi_1(r_0)$. Descuidamos el resto cuadrático en ε de la fracción continua. Obtenemos

$$\frac{1}{\phi_0(r)} - 1 \simeq 2 \operatorname{Re} \left(\frac{\varepsilon^2/4}{1/\phi_1(r_0) - 1} \right). \quad (20)$$

Pero

$$\phi_0(r) \simeq \phi_0(r_0 + r_2 \varepsilon^2) \simeq \phi_0(r_0) + r_2 \varepsilon^2 \phi_0'(r_0) = 1 + r_2 \varepsilon^2 \phi_0'(r_0).$$

Usamos la aproximación para $\phi_0(r)$. Identificamos las expresiones cuadráticas en ε en (20). Eso da

$$r_2 = -\frac{1}{2\phi_0'(r_0)} \operatorname{Re}\left(\frac{1}{1/\phi_1(r_0) - 1}\right),$$

que es equivalente a (8). Esta fórmula se puede escribir en una forma ligeramente diferente. De hecho, con

$$c_1 = \int_0^\infty \phi(x) e^{-r_0 x} \cos(\omega x) dx, \quad s_1 = \int_0^\infty \phi(x) e^{-r_0 x} \sin(\omega x) dx,$$

se tiene $\phi_1(r_0) = c_1 - is_1$. Entonces

$$r_2 = -\frac{1}{2\phi_0'(r_0)} \operatorname{Re}\left(\frac{c_1 - is_1}{1 - c_1 + is_1}\right) = -\frac{1}{2\phi_0'(r_0)} \frac{(1 - c_1)c_1 - s_1^2}{(1 - c_1)^2 + s_1^2},$$

que es esencialmente idéntico a la fórmula (6.27) de (Coale, 1972).

Igualmente, $R_0 \simeq R_{0,0} + R_{0,2}\varepsilon^2$ para ε pequeño. De la ecuación (3) o la ecuación (11) con $\varepsilon = 0$, se tiene $R_{0,0} = \phi_0(0)$. Para mantener en el lado derecho de la ecuación (11) solo la expresión cuadrática en ε , reemplazamos el denominador por su aproximación de orden más bajo, usando $R_{0,0} = \phi_0(0)$. Descuidamos el resto de la fracción continua porque es cuadrática en ε . Se tiene

$$\frac{R_0}{\phi_0(0)} - 1 \simeq 2 \operatorname{Re}\left(\frac{\varepsilon^2/4}{\phi_0(0)/\phi_1(0) - 1}\right).$$

Esto lleva a la fórmula (9).

4. Un modelo SEIS con un período de latencia fijo

4.1 Antecedentes

Los modelos epidémicos llamados SEIR o SEIS tienen un período de latencia y un compartimento infeccioso. Han sido objeto de numerosos estudios matemáticos o numéricos cuando, además, la tasa de contacto es periódica (Williams y Dye, 1997; Schwartz y Smith, 1983; Aron y Schwartz, 1984; Kuznetsov y Piccardi, 1994; Moneim y Greenhalgh, 2005; Ma y Ma, 2006). (Earn et al., 2000) está particularmente interesado en el sarampión (Deguen et al., 2000) en la varicela, mientras que (Altizer et al., 2006; Grassly y Fraser, 2006) presentan revisiones generales. A pesar de su importancia para los problemas de erradicación, solo (Williams y Dye, 1997) y (Ma y Ma, 2006) han estudiado el umbral epidémico, que depende de las ecuaciones linealizadas cerca del equilibrio sin enfermedad. Las otras referencias se centran en situaciones endémicas, en busca de caos o tratando de estimar los parámetros, y solo mencionan el problema antes de pasar inmediatamente a modelos más simples sin período de retraso. Todas estas referencias toman un período infeccioso distribuido exponencialmente.

(Williams y Dye, 1997) utiliza la serie de Fourier para estudiar analíticamente el caso en que el período de latencia es una constante fija y donde la velocidad de contacto es una función periódica arbitraria. Los autores afirman que la tasa de crecimiento de las ecuaciones linealizadas depende de la tasa de contacto periódico solo por su valor medio. A continuación se muestra para el caso particular de una velocidad de contacto sinusoidal que esto solo puede ser cierto para valores excepcionales de los parámetros. Uno podría haberse dado cuenta de esto usando la fórmula aproximada (9) de (Coale, 1972).

(Ma y Ma, 2006) estudia numéricamente un modelo SEIR que es un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias, que corresponde a un período de latencia distribuido exponencialmente, con una velocidad de contacto que varía según $1 + \varepsilon \cos \omega t$. Los autores encontraron que el valor promedio de la tasa de contacto no era suficiente para determinar el umbral epidémico. (Bacaër, 2007) confirmó analíticamente esta observación utilizando la fórmula aproximada (9), que muestra en este ejemplo que la reproducibilidad, y por lo tanto también el umbral epidémico, depende de ε .

(Just, 2000) utiliza la serie de Fourier para estudiar una ecuación lineal diferencial de retardo, que es formalmente la misma que la linealización de un modelo SEIS o SEIR con un período de latencia fijo. Sin embargo, el autor eligió la función $c(t) = \varepsilon \cos(\omega t)$ para el parámetro correspondiente a la velocidad de contacto, que no es apropiado en el contexto de la dinámica de la población, ya que la velocidad de contacto debe ser positiva (la motivación de (Just, 2000) es un problema de un ingeniero). Para la tasa de crecimiento de su modelo, el autor llegó a una ecuación característica que involucra fracciones continuas similares a (11).

4.2 El modelo

Volvamos al caso de un período de latencia fijo considerado por Williams y Dye (1997) y recordemos las diferentes formulaciones posibles del mismo modelo SEIS. Tenga en cuenta que el modelo SEIR conduce a las mismas ecuaciones linealizadas cerca del equilibrio sin enfermedad. Entonces tiene el mismo umbral epidémico.

La formulación con una ecuación diferencial parcial tiene tres compartimentos:

- $S(t)$ es la población sana en el momento t
- $E(t, x)$ es la población infectada pero aún no infecciosa, que en el momento t ha sido infectada por x unidades de tiempo
- $I(t)$ es la población infecciosa en el momento t .

Los parámetros del modelo son

- N : la población total, que permanece constante;
- L : el período de latencia fijo;
- α : la tasa de curación de personas infecciosas, de modo que el período infeccioso se distribuye exponencialmente;
- $c(t)$: la velocidad de contacto en el tiempo t , que es una función T -periódica.

El modelo es

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt}(t) &= -c(t) S(t) I(t)/N + a I(t), & E(t, 0) &= c(t) S(t) I(t)/N \\ \frac{\partial E}{\partial t}(t, x) + \frac{\partial E}{\partial x}(t, x) &= 0 & (0 < x < L), & \frac{dI}{dt}(t) &= E(t, L) - a I(t), \end{aligned}$$

con $E(t, x) = 0$ para $x > L$. Al integrar la ecuación diferencial parcial a lo largo de las líneas características, obtenemos $E(t, L) = E(t - L, 0)$. Por lo tanto, el sistema se puede escribir en una forma más compacta usando ecuaciones de retardo diferencial:

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt}(t) &= -c(t) S(t) I(t)/N + a I(t), \\ \frac{dI}{dt}(t) &= c(t - L) S(t - L) I(t - L)/N - a I(t). \end{aligned}$$

Linealizamos estas ecuaciones cerca del equilibrio sin enfermedad ($S = N, I = 0$). Obtenemos

$$\frac{dI^*}{dt}(t) = c(t - L) I^*(t - L) - a I^*(t).$$

Si $i^*(t) = c(t) I^*(t)$ es el número de nuevas infecciones por unidad de tiempo en el tiempo t en este modelo linealizado, entonces

$$\frac{d}{dt} [e^{at} I^*(t)] = e^{at} i^*(t - L).$$

Nos integramos entre $-\infty$ y T y hacemos un cambio de variable. Obtenemos la siguiente ecuación integral para $i^*(t)$:

$$i^*(t) = c(t) \int_0^\infty f(x) i^*(t - x) dx, \quad (21)$$

donde

$$f(x) = \begin{cases} 0 & \forall x < L, \\ e^{-a(x-L)} & \forall x > L. \end{cases} \quad (22)$$

La ecuación (21) tiene la forma (4) con $\Phi(t, x) = c(t) f(x)$.

4.3 Ejemplo numérico

Ahora suponga como en la ecuación (6) que $c(t) = c_0[1 + \varepsilon \cos(\omega t)]$, de manera que $\Phi(t, x) = (1 + \varepsilon \cos(\omega t)) \phi(x)$ con $\phi(x) = c_0 f(x)$. Según la definición (7), tenemos

$$\phi_n(s) = c_0 \int_L^\infty e^{-a(x-L)} e^{-sx - ni\omega x} dx = c_0 \frac{e^{-sL - ni\omega L}}{s + a + ni\omega}. \quad (23)$$

Entonces podemos resolver las ecuaciones implícitas (10) y (11) para la tasa de crecimiento y la reproducibilidad con diferentes valores de los parámetros usando una simple dicotomía. Tenga en cuenta, por ejemplo, que el denominador en el lado derecho de la ecuación (10) puede ser aproximado por el número complejo z_1 , con el algoritmo iterativo

$$z_n = \frac{1}{\phi_n(r)} - 1, \quad z_{k-1} = \frac{1}{\phi_{k-1}(r)} - 1 - \frac{\varepsilon^2/4}{z_k} \quad (k = n, n - 1, \dots, 2).$$

El error introducido es muy pequeño si n se toma lo suficientemente grande. Usamos $n = 20$ pero el resultado con $n = 2$ ya está muy cerca. Además, se tuvo que tener cuidado con la dicotomía porque las ecuaciones (10) y (11) pueden tener varias raíces reales: r y R_0 Son los más grandes. La Figura 1 muestra la reproducibilidad en función del período de latencia L , para diferentes valores de ε . Para T y a , tomamos los mismos valores que en (Williams y Dye, 1997). Para c_0 , tomamos $c_0/a = 1,2$ En vez de $c_0/a = 1,5$ como en (Williams y Dye, 1997). Sin embargo, tenga en cuenta con la ecuación (11) que si c_0 se multiplica por una constante, entonces R_0 se multiplica por la misma constante; por lo tanto, la apariencia de la figura 1 permanece igual pero con una escala diferente en el eje vertical.

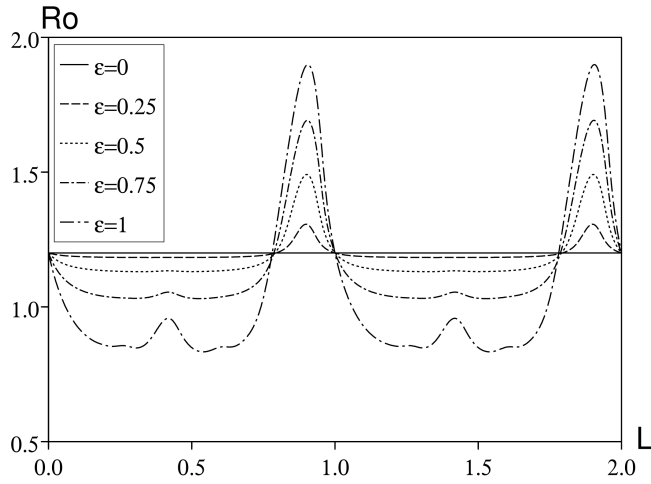


Figura 1. Reproducibilidad R_0 dependiendo del período de latencia L para $\varepsilon \in \{0; 0,25; 0,5; 0,75; 1\}$. Otros parámetros: $T = 1$, $\log 2/a = 1/12$ y $c_0/a = 1,2$.

Para un valor dado del período de latencia, la reproducibilidad puede variar considerablemente en función de ε . Para $\varepsilon = 1$, una gran parte de la curva para R_0 está por debajo de 1, es decir, por debajo del umbral epidémico, mientras que $R_{0,0} = c_0/a$ (el valor correspondiente a $\varepsilon = 0$) está por encima de este umbral: promediar la velocidad de contacto predeciría un resultado falso. Aquí hay algunas otras notas:

- R_0 es independiente de L si $\varepsilon = 0$
- R_0 es una función de L que es periódica con el período T
- R_0 no depende de ε si $L = 0$, y por lo tanto también si L es un múltiplo entero de T ;
- para un período de latencia determinado L , la reproducibilidad puede ser una función creciente o decreciente de ε .

El primer punto es bien conocido: usando (3) u (11), tenemos $R_0 = \phi_0(0) = c_0/a$ si $\varepsilon = 0$. Sin periodicidad, el período de latencia no influye en el número de casos secundarios porque todos los individuos sobreviven al período de latencia y se vuelven infecciosos y porque la tasa de contacto sigue siendo la misma.

El segundo punto resulta de la ecuación (11) y del hecho de que

$$\phi_n(0) = c_0 e^{-ni\omega L} / (a + ni\omega)$$

permanece sin cambios cuando L se sustituye con $L + T$. Intuitivamente, un individuo infectado experimenta el mismo ambiente después de un período de latencia L o después de un período de latencia $L + T$; Produce el mismo número de casos secundarios.

El tercer punto también es bien conocido. Si $L = 0$, el modelo se reduce a un modelo SIS con un período infeccioso distribuido exponencialmente. En este caso particular, la reproducibilidad se obtiene promediando la velocidad de contacto (Bacaër y Guernaoui, 2006, §5; Bacaër, 2007, §5.1.1, y referencias incluidas). En efecto, $R_0 = c_0/a$ es una solución de (11) cuando $L = 0$ porque $R_0/\phi_n(0) - 1 = R_0(a + ni\omega)/c_0 - 1 = ni\omega/a$ es puramente imaginario para cualquier número entero $n \geq 1$: los lados izquierdo y derecho de (11) son iguales a 0.

Para entender el cuarto punto, usamos la fórmula aproximada (9). Se tiene $R_0 \simeq R_{0,0} + R_{0,2} \varepsilon^2$, con

$$R_{0,0} = \frac{c_0}{a}, \quad R_{0,2} = \frac{c_0}{2a} \operatorname{Re} \left(\frac{1}{e^{i\omega L}(1 + i\omega/a) - 1} \right).$$

Para ε pequeño, R_0 es una función creciente (o decreciente) de ε si $R_{0,2} > 0$ (o $R_{0,2} < 0$) $R_{0,2} = 0$ si y solo si $e^{i\omega L}(1 + i\omega/a) - 1$ Es un número puramente imaginario. Esta condición está escrita

$$\cos(\omega L) - \frac{\omega}{a} \sin(\omega L) - 1 = 0.$$

Definimos $\psi \in (0, \pi/2)$ el único número real con

$$\cos \psi = \frac{1}{\sqrt{1 + (\omega/a)^2}}, \quad \sin \psi = \frac{\omega/a}{\sqrt{1 + (\omega/a)^2}},$$

es decir $\psi = \arctan(\omega/a)$. Esto depende solo del producto aT . Entonces $R_{0,2} = 0$ si y solo si

$$\cos(\omega L + \psi) = \cos(\omega L) \cos \psi - \sin(\omega L) \sin \psi = \frac{1}{\sqrt{1 + (\omega/a)^2}} = \cos \psi,$$

es decir $\omega L + \psi = \pm \psi + 2k\pi$ para $k \in \mathbb{Z}$. Porque $\omega = 2\pi/T$, se tiene $R_{0,2} = 0$ si $L = kT$ donde $L = (k - \psi/\pi)T$ para $k \in \mathbb{Z}$. En particular, con los valores numéricos en la Figura 1, $R_{0,2} = 0$ si $L/T = 1 - \psi/\pi \simeq 0,794$. Pero a diferencia de lo que podría sugerir la Figura 1, las cuatro curvas no cruzan la línea horizontal $R_0 = c_0/a$ exactamente en $L/T = 1 - \psi/\pi$ pero muy cerca

De manera similar, la Figura 2 muestra la tasa de crecimiento en función del período de latencia para diferentes valores de ε pero con T , c_0 y a dado como antes. La tasa de crecimiento no es una función periódica de L . Esta tasa disminuye con el período de latencia, pero no de manera

monótona. Hay resonancias entre L y T .

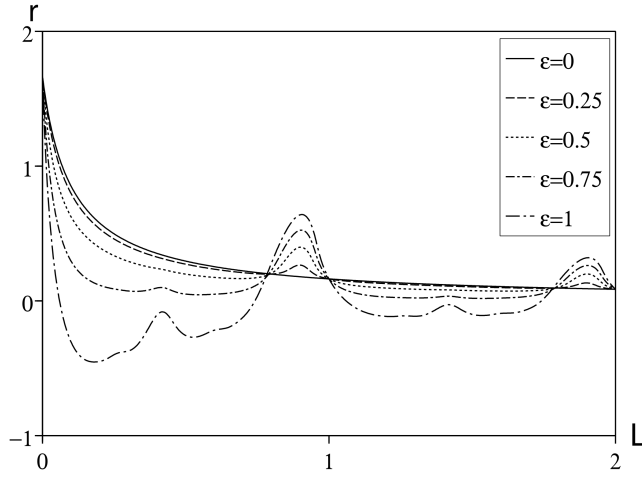


Figura 2. La tasa de crecimiento r dependiendo del período de latencia L para $\varepsilon \in \{0; 0,25; 0,5; 0,75; 1\}$. Los otros parámetros son como en la Figura 1.

Sin embargo, r sigue siendo independiente de ε si L es un múltiplo de T , es decir $L = kT$ para $k = 0, 1, 2, \dots$. De hecho, recuerda que r_0 es la única solución a la ecuación

$$\phi_0(r_0) = 1 \Leftrightarrow c_0 e^{-r_0 k T} / (r_0 + a) = 1.$$

Entonces $r = r_0$ también es una solución de la ecuación (10) porque

$$1/\phi_n(r) - 1 = (r_0 + a + ni\omega) e^{r_0 k T} / c_0 - 1 = ni\omega e^{r_0 k T} / c_0$$

es puramente imaginario para $n \geq 1$: los lados izquierdo y derecho de (10) son cero.

Para un período de latencia general L , usando (8) y (23), tenemos $r \simeq r_0 + r_2 \varepsilon^2$ para ε pequeño, con r_0 definido implícitamente por

$$\phi_0(r_0) = 1 \Leftrightarrow c_0 e^{-r_0 L} / (r_0 + a) = 1.$$

r_2 está dado por (8) y (23). Con

$$\begin{aligned} \phi_1(r_0) &= c_0 \frac{e^{-r_0 L - i\omega L}}{r_0 + a + i\omega} = c_0 \frac{e^{-r_0 L}}{r_0 + a} \times \frac{e^{-i\omega L}}{1 + i\omega / (r_0 + a)} = \frac{e^{-i\omega L}}{1 + i\omega / (r_0 + a)}, \\ \phi_0'(r_0) &= -c_0 \frac{e^{-r_0 L}}{r_0 + a} \left(L + \frac{1}{r_0 + a} \right) = -\left(L + \frac{1}{r_0 + a} \right), \end{aligned}$$

obtenemos

$$\begin{aligned} r_2 &= -\frac{1}{2\phi_0'(r_0)} \operatorname{Re} \left(\frac{1}{1/\phi_1(r_0) - 1} \right) \\ &= \frac{1}{2[L + 1/(r_0 + a)]} \operatorname{Re} \left(\frac{1}{e^{i\omega L} [1 + i\omega / (r_0 + a)] - 1} \right). \end{aligned}$$

5. Conclusión

Además de los modelos SEIS / SEIR mencionados en la sección anterior, la estabilidad lineal del equilibrio trivial de varios otros modelos de población se reduce a la ecuación (4), donde $\Phi(t, x)$ está dado por (6). Este es particularmente el caso de los modelos epidémicos con n compartimentos infectados, donde la infección sigue un ciclo ($I_1 \rightarrow I_2 \rightarrow \dots \rightarrow I_n \rightarrow I_1$) y con solo una función de contacto sinusoidal. Ver (Bacaër, 2007) y referencias para la malaria y el cólera. El modelo de epidemia SIS / SIR con un período infeccioso fijo L y una tasa de contacto sinusoidal corresponde a

$$\phi(x) = c_0 \quad \forall x < L, \quad \phi(x) = 0 \quad \forall x > L.$$

En este caso,

$$\phi_n(s) = c_0 (1 - e^{-sL - ni\omega L}) / (s + ni\omega).$$

Al igual que en el apartado anterior, la reproducibilidad y la tasa de crecimiento son independientes de ε si L es un múltiplo de T . Este es un caso degenerado, ya que no hay razón para que el período infeccioso tenga alguna relación aritmética con el período de contacto, que generalmente es una semana (menos contacto los fines de semana) o un año. (menos contactos durante las vacaciones de verano por enfermedades infantiles, mayor probabilidad de transmisión de enfermedades transmitidas por el aire durante el invierno). No obstante, el caso $L = T$ ha recibido mucha atención en la literatura matemática (Cooke y Kaplan, 1976; Smith, 1977; Nussbaum, 1977 y 1978).

La importancia más general de nuestros resultados es que el promedio de la reproducibilidad y la tasa de crecimiento deben considerarse excepcionales. Además de los casos degenerados similares a los ya mencionados, la única situación que conocemos donde el promedio es

correcto es que con un compartimento infeccioso, un período infeccioso distribuido exponencialmente y sin período de latencia (Bacaër y Guernaoui, 2006, §5; Bacaër, 2007, §5.1.1, y sus referencias). El promedio no es correcto para ninguna desviación, por ejemplo, dos compartimentos infecciosos como para enfermedades de vectores (Bacaër, 2007, §4.1), o un período infeccioso que no se distribuye exponencialmente (Bacaër, 2007, §5.1.1), o un período de latencia distinto de cero (Bacaër, 2007, §5.1.2).

Agradecimientos

Este trabajo se realizó mientras NB visitaba SACEMA en Stellenbosch.

Referencias

- S. Altizer, A. Dobson, P. Hosseini, P. Hudson, M. Pascual, P. Rohani (2006) Seasonality and the dynamics of infectious diseases, *Ecol. Lett.* 9, 467–484.
- J. L. Aron, I. B. Schwartz (1984) Seasonality and period–doubling bifurcations in an epidemic model, *J. Theor. Biol.* 110, 665–679.
- N. Bacaër, S. Guernaoui (2006) The epidemic threshold of vector–borne diseases with seasonality, *J. Math. Biol.* 53, 421–436.
- N. Bacaër (2007) Approximation of the basic reproduction number R_0 for vector–borne diseases with a periodic vector population, *Bull. Math. Biol.* 69, 1067–1091.
- A. J. Coale (1972) *The Growth and Structure of Human Populations : A Mathematical Investigation.* Princeton University Press.
- K. L. Cooke, J. L. Kaplan (1976) A periodicity threshold theorem for epidemics and population growth, *Math. Biosci.* 31, 87–104.
- S. Deguen, G. Thomas, N. P. Chau (2000) Estimation of the contact rate in a seasonal SEIR model : application to chickenpox incidence in France, *Statist. Med.* 19, 1207–1216.
- O. Diekmann, J. A. P. Heesterbeek (2000) *Mathematical Epidemiology of Infectious Diseases : Model Building, Analysis and Interpretation.* John Wiley & Sons, New York.
- D. J. D. Earn, P. Rohani, B. M. Bolker, B. T. Grenfell (2000) A simple model for complex dynamical transitions in epidemics, *Science* 287, 667–670.
- L. Euler (1760/1767) *Recherches générales sur la mortalité et la multiplication du genre humain.* Histoire de l'Académie royale des sciences et belles–lettres de Berlin, 144–164. <http://bibliothek.bbaw.de>
- N. C. Grassly, C. Fraser (2006) Seasonal infectious disease epidemiology, *Proc. R. Soc. B* 273, 2541–2550.
- P. Jagers, O. Nerman (1985) Branching processes in periodically varying environment, *Ann. Prob.* 13, 254–268.
- W. Just (2000) On the eigenvalue spectrum for time–delayed Floquet problems, *Physica D* 142, 153–165.
- Yu. A. Kuznetsov, C. Piccardi (1994) Bifurcation analysis of periodic SEIR and SIR epidemic models, *J. Math. Biol.* 32, 109–121.
- P. H. Leslie (1945) On the use of matrices in certain population mathematics, *Biometrika* 33, 213–245.
- A. J. Lotka (1939) *Théorie analytique des associations biologiques : analyse démographique avec application particulière à l'espèce humaine.* Hermann, Paris.
- J. Ma, Z. Ma (2006) Epidemic threshold conditions for seasonally forced SEIR models, *Math. Biosci. Eng.* 3, 161–172.
- I. A. Moneim, D. Greenhalgh (2005) Use of a periodic vaccination strategy to control the spread of epidemics with seasonally varying contact rate, *Math. Biosci. Eng.* 2, 591–611.
- R. D. Nussbaum (1977) Periodic solutions of some integral equations from the theory of epidemics. In : V. Lakshmikantham, ed., *Nonlinear Systems and Applications*, Academic Press, New York. 235–257.
- R. D. Nussbaum (1978) A periodicity threshold theorem for some nonlinear integral equations, *SIAM J. Math. Anal.* 9, 356–376.
- I. B. Schwartz, H. L. Smith (1983) Infinite subharmonic bifurcation in an SEIR epidemic model, *J. Math. Biol.* 18, 233–253.
- H. L. Smith (1977) On periodic solutions of a delay integral equation modelling epidemics, *J. Math. Biol.* 4, 69–80.
- H. R. Thieme (1984) Renewal theorems for linear periodic Volterra integral equations, *J. Integr. Equ.* 7, 253–277.
- B. G. Williams, C. Dye (1997) Infectious disease persistence when transmission varies seasonally, *Math. Biosci.* 145, 77–88.