Epidemier.

En population (Storkøbenhavns befolkning, fiskene i et dambrug, en bakteriekultur, ...) rammes af en epidemi. Antag, at populationens størrelse er konstant K individer. Heraf er y individer inficerede og x individer er modtagelige (men ikke inficerede). Epidemien udbreder sig ved kontakt: en modtagelig, der kommer i kontakt med en inficeret, bliver selv inficeret. Efter hver kontakt mellem en modtagelig og en smittet forøger altså antallet y med 1 og formindsker antallet x med 1. De to antal x og y ændrer sig med tiden: de er funktioner $y(t)$ og $x(t)$ af tiden t. Funktionen $y(t)$ er voksende, funktionen $x(t)$ er aftagende, og hele tiden er

$$x + y = K. \tag{1}$$

Epidemien kan beskrives ved funktionen $y(t)$ eller ved funtionen $x(t) = K - y(t)$.

Det er klart, at den hastighed, hvormed epidemien breder sig, afhænger af mindst to faktorer: af kontakthyppigheden i populationen, og af smittefarligheden. Antag, at kontakthyppigheden er r, altså at hvert individ pr tidsenhed har kontakt med r individer. I et kort tidsinterval mellem t og $t + \Delta t$ har hvert individ altså kontakt med $r\Delta t$ andre individer, og heraf er det brøkdelen $y(t)/K$, der er inficerede. De $x(t)$ modtagelige individer har altså i det korte tidsforøb kontakt med $x(t) \cdot y(t)/K \cdot r\Delta t$ inficerede individer. Efter tidsforløbet er antallet $y(t)$ af inficerede individer blevet forøget med dette antal, og antallet af modtagelige indiver tilsvarende formindsket, dvs

$$\Delta y(t) \approx \frac{r}{K} x(t)y(t)\Delta t, \quad \Delta x(t) \approx -\frac{r}{K} x(t)y(t)\Delta t. \tag{2}$$

Denne overvejelse leder til modellen:

$$\frac{dy}{dt} = \frac{r}{K} xy, \quad \frac{dx}{dt} = -\frac{r}{K} xy. \tag{2}$$

Desuden gælder ligningen (1). Vi kan derfor, fx i den første ligning, erstatte x med $K - y$, hvorved vi får ligningen,

$$\frac{dy}{dt} = \frac{r}{K} y(K - y). \tag{3}$$

Ligningen (3) er den logistiske differentialligning, og antallet $y(t)$ af inficerede individer udvikler sig altså efter logistisk vækst. Det følger, at løsningerne til differentialligningen (3), som opfylder, at $0 < y(t) < K$, netop er funtionerne af formen,

$$y(t) = \frac{K}{1 + Ce^{-rt}},$$

hvor C er en positiv konstant. Kendes fx antallet $y_0 = y(0)$ af inficered individer til tidspunktet $t = 0$ (og dermed antallet $x_0 = K - y_0$ af modtagelige individer), kan C bestemmes. (Bogen sætter $n := x_0$, og foreslår $y_0 = 1$, og altså $K = n + 1$, med det er ikke et helt godt

udgangspunkt for en model, der beskriver $x(t)$ og $y(t)$ som en kontinuert funktion af tiden.) Vi finder:

$$y_0 = \frac{K}{1+C}, \quad \text{altså } C = \frac{K}{y_0} - 1 = \frac{K - y_0}{y_0} = \frac{x_0}{y_0}.$$

Ved indsættelse af denne værdi af C får vi:

$$y(t) = \frac{K}{1 + \frac{x_0}{y_0} e^{-rt}} = \frac{K y_0}{y_0 + x_0 e^{-rt}}.$$

Herefter bestemmes funktionen $x = x(t)$ af ligningen (1), som efter en omformning giver:

$$x(t) = K\Big(1 - \frac{1}{1 + Ce^{-rt}}\Big) = K \cdot \frac{Ce^{-rt}}{1 + Ce^{-rt}} = \frac{K}{1 + C^{-1}e^{rt}};$$

Med værdien $C = \frac{x_0}{y_0}$ fås:

$$x(t) = \frac{K x_0}{x_0 + y_0 e^{-rt}}.$$

En mere generel epidemi. Modellen ovenfor beskriver en *simpel epidemi*. Antag nu, at epidemien søges bekæmpet. Fx kan vi isolere eller fjerne inficerede individer. Her vil vi tænke på en model, hvor de inficerede bliver raske og immune, fx ved behandling eller spontant. Antag, at inficerede individer immuniseres med en hastighed, b, proportional med antallet af inficerede individer. I et lille tidsinterval Δt formindskes altså antallet y af inficerede med $by\Delta t$, og samtidig forøges y med de tilkomne inficerede, altså med $cxy\Delta t$, hvor vi har sat $c = r/K$. Vi får herefter modellen,

$$\frac{dx}{dt} = -cxy, \qquad \frac{dy}{dt} = -by + cxy,$$

hvor b og c er positive konstanter. Til gengæld har vi ikke længere ligningen (1), idet populationen nu ud over modtagelige og inficerede også indeholder immune individer.

Dette system af differentialligninger kan ikke løses eksplicit. Alligevel kan vi opnå en række kvalitative (og kvantitative) udsagn om epidemiens forløb. Hvis x, y er funktioner, som opfylder ligningen (og $0 < x, y < K$), kan vi for hver værdi af t afsætte parret $(x(t), y(t))$ som et punkt i xy-planen. Dette punkt bevæger sig, når tiden går. Af den først ligning følger, at dx/dt altid er negativ. Funktionen $x(t)$ aftager altså fra sin værdi x_0 til tiden $t = 0$. For enhver værdi $x(t)$ for $t > 0$ har vi en tilsvarende værdi $y(t)$; derfor kan vi opfatte størrelsen y som en funktion af x. Ifølge kædereglen er $dy/dx = dy/dt \cdot dt/dx = (dy/dt)\,/dx/dt$, så af differentialligningerne følger, at

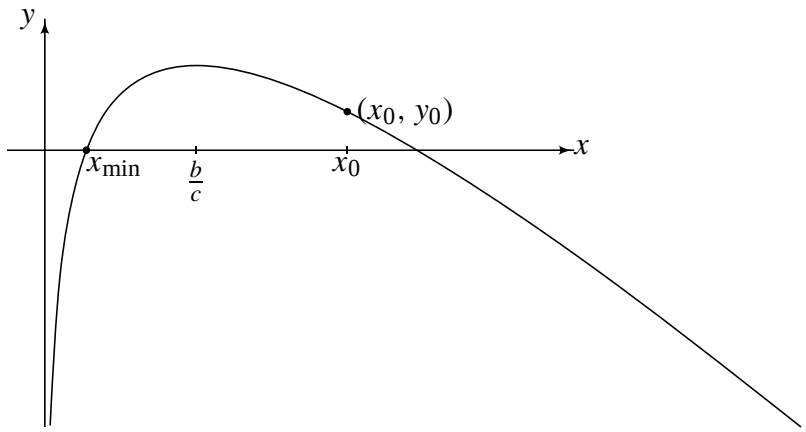
$$\frac{dy}{dx} = \frac{cxy - by}{-cxy} = \frac{b/c}{x} - 1\,.$$

Som funktion af x er y altså en stamfunktion til $\frac{b/c}{x} - 1$, og følgelig er

$$y = \int \left(\frac{b/c}{x} - x \right) = \tfrac{b}{c} \ln x - x + A,$$

hvor A er en arbitrær konstant.

Grafen for denne funktion af x er antydet herunder. Det er naturligvis kun den del af grafen, der ligger over x-aksen, der kan modsvare faktiske værdier af $x(t)$ og $y(t)$.



Grafens udseende afhænger af størrelsen af forholdet b/c. På den skitserede figur er det antaget, at $b/c < x_0$. Punktet $(x_0, y_0) = (x(0), y(0))$ svarende til begyndelsestidspunktet $t = 0$ er markeret. Når tiden går, ændres $x(t)$ og $y(t)$, men punktet $(x, y) = (x(t), y(t))$ ligger hele tiden på grafen. Hvis punktet ligger over x-aksen, er både x og y positive; af differentialligningen fremgår, at så er dx/dt negativ. Funktionen $x(t)$ er altså aftagenede: puntet (x, y) bevæger sig mod venstre, når tiden går (og det ligger hele tiden på grafen).

Det fremgår, at når tiden går, ud fra begyndelsestidspunktet $t = 0$, så vil $y(t)$ i begyndelsen vokse. Til et bestemt tidspunkt t_1 bliver $x(t_1) = \frac{b}{c}$, og til dette tidspunkt er $dy/dt = 0$, og dermed også $dy/dx = 0$. Til dette tidspunkt befinder (x, y) sig altså på toppen af grafen. Herefter aftager $y(t)$, og for $t \to \infty$ konvergerer $x(t) \to x_{\min}$ og $y(t) \to 0$. Antallet af inficerede "bliver" altså 0: epidemien uddør og antallet af modtagelige ender på værdien $x_{\min}$.

Rovdyr-byttedyr-modellen.

Betragt to populationer. Den ene, byttedyrene, er planteædere, den anden, rovdyrene, lever næsten udelukkende af byttedyrene. Lad $x(t)$ og $y(t)$ være antallene af de to arter som funktioner af tiden t. Uden vekselvirkning ville de to arter udvikle sig med exponentiel vækst efter følgende differentialligninger:

$$\frac{x'}{x} = b, \qquad \frac{y'}{y} = -r \qquad x \text{ byttedyr, } y \text{ rovdyr.}$$

Her er b byttedyrenes (interne) vækstrate (dvs den relative væksthastighed); for rovdyrene antyder fortegnet foran r, at vækstraten er negativ, altså at funktionen $y(t)$ er aftagende (uden byttedyr uddør rovdyrene).

Det er naturligt at tænke på byttedyrenes vækstrate b som en differens mellem en positiv fødselsrate og en positiv (men mindre) dødsrate. Idet det antages, at de to populationer lever sammen, vil vekselvirkningen påvirke byttedyrenes vækstrate: de lever gennemsnitligt kortere, og de formerer sig dårligere. Det er ikke urimeligt at antage, at antallet af byttedyr, der pr tidsenhed forlader tilværelsen i form af bøffer, er proportionalt både med antallet x af byttedyr (jo flere byttedyr, jo lettere er de at fange) og med antallet y af rovdyr (jo flere rovdyr, jo flere bliver der fanget). Hvis proportionalitetsfaktoren kaldes c, forøges byttedyrenes dødshastighed altså med størrelsen cxy; dødsraten forøges altså med størrelsen cy. Tilsvarende kunne man forestille sig, at byttedyrenes fødselsrate formindskes med en størrelse proportional med antallet y af rovdyr. I alt bevirker vekselvirkningen, at differentialligningen for byttedyrene ændres til en ligning af formen,

$$\frac{x'}{x} = b - cy.$$

For rovdyrene betyder vekselvirkningen en tilsvarende ændring: jo flere byttedyr, jo flere rovdyr fødes der og jo længere lever de. Igen er det en simpel model at antage, at rovdyrenes konstante (negative) specifikke vækstrate $-r$ skal ændres til en størrelse af formen $-r + sx$. Herefter bliver vækstligningen for rovdyrene følgende:

$$\frac{y'}{y} = -r + sx.$$

Alt i alt har vi et system af differentialligninger til beskrivelse af funktionerne $x(t)$ og $y(t)$:

$$\frac{dx}{dt} = (b - cy)x, \qquad \frac{dy}{dt} = -(r - sx)y \qquad x \text{ byttedyr, } y \text{ rovdyr.} \tag{*}$$

Lotka–Volterra.

Konstante løsninger $y(t) = b/c$, $x(t) = r/c$.

Ikke løse, men fase diagram: Af de to ligninger (*) får vi umiddelbart ligningen:

$$y(r - sx)\frac{dx}{dt} = -x(b - cy)\frac{dy}{dt},$$

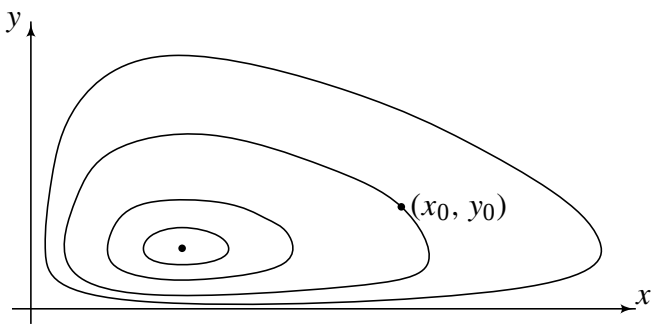
hvoraf, efter division med xy:

$$\left(\frac{r}{x} - s\right)\frac{dx}{dt} + \left(\frac{b}{y} - c\right)\frac{dy}{dt} = 0. \tag{**}$$

Den første faktor $\frac{r}{x} - s$ på venstresiden har, som funktion af x, stamfunktionen $r \ln x - sx$. Idet x er en funktion $x = x(t)$ følger det, at det første led, som funktion af t, er differentialkvotienten af $r \ln x - sx$. Tilsvarende er det andet led differentialkvotienten af $b \ln y + cy$. Ligningen (**) gælder derfor, hvis og kun hvis

$$r \ln x - sx + b \ln y - cy = C, \tag{***}$$

med en konstant C.

Ligningen (***) bestemmer, for hver given værdi af C, en kurve i xy-planen. Antages, at de to populationer til tiden t_0 har størrelserne $x_0 = x(t_0)$ og $y_0 = y(t_0)$, bestemmes konstanten C, og dermed kurven, ved at insætte værdierne (x_0, y_0) for (x, y) i ligningen. Herefter ligger punktet (x_0, y_0) på kurven. Det følger, at punktet $(x(t), y(t))$ for enhver værdi af t ligger på kurven. Når tiden går, bevæger punktet $(x(t), y(t))$ sig altså rundt på kurven.

Det er ikke så svært at få en fornemmelse af kurvens udseende: Grafen for funktionen $f(x) = r \ln x - sx$ er antydet i ???. Funktionen har sin største værdi, lad os kalde den $M_{r,s}$, hvor tangenten er vandret, dvs når $x = \frac{r}{s}$. Det ses, at ligningen $f(x) = a$ ikke har løsninger, hvis $a > M_{r,s}$, den har 1 løsning, hvis $a = M_{r,s}$, og den har 2 løsninger, hvis $a < M_{r,s}$. Tilsvarende har funktionen $b \ln y - cy$ den største værdi $M_{b,c}$. Det følger, at venstresiden i (***) højst kan være $M_{r,s} + M_{b,c}$. Hvis $C > M_{r,s} + M_{b,c}$ har ligningen (***) altså ingen løsninger. Hvis $C = M_{r,s} + M_{b,c}$, har ligningen én løsning, nemlig $(x, y) = (\frac{r}{s}, \frac{b}{c})$. Det er punktet svarende til de konstante løsninger til differentialligningen.