

ПЕРИОДИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫХ УРАВНЕНИЙ С ЗАПАЗДЫВАЮЩИМ АРГУМЕНТОМ И ДИНАМИКА ПТИЧЬЕГО ГРИППА

© 2012 г. К.-Ш. ВАНГ, ДЖ. ВУ

Аннотация. Моделирование распространения птичьего гриппа перелетными птицами между местом зимовки и местом летней гнездовки, приводит к периодической системе дифференциальных уравнений с запаздывающим аргументом, выражающих как динамику взаимного развития (передача заболевания между территориями), так и отношения типа «хищник—жертва» (передача болезни внутри участка). Такая система имеет два важных репродуктивных соотношения, каждое из которых является спектральным радиусом оператора монодромии, связанного с линеаризованной подсистемой (в окрестности некоторого нулевого состояния): (экологическое) соотношение R_0^c репродукции птиц в борьбе между рождением и естественной смертью и (эпидемиологическое) соотношение R_0^p , учитывающее порог заболеваемости. В настоящей работе эти два соотношения рассчитываются с помощью недавно разработанного нами метода: сведения к конечномерной системе и асимптотического анализа, а также показано, как эти два соотношения характеризуют нелинейную динамику всей системы.

1. ВВЕДЕНИЕ

Периодические системы дифференциальных уравнений с запаздывающим аргументом возникают естественным образом при построении моделей распространения зоонозных инфекций, таких как птичий грипп, вирус Западного Нила, болезнь Лайма, которые находятся в зависимости от ярко выраженной сезонности в климате умеренных широт. Например, при описании пространственно-временного распространения перелетных птиц требуется (неоднородная) модель мета-популяции, включающая плотность популяции на различных территориях (гнездовка, зимовка, временные остановки) вдоль определенного миграционного маршрута, где временные запаздывания нужны для учета времени перелета между участками, а периодические коэффициенты требуются для отображения сезонности различных биологических процессов, таких как, например, размножение и миграция [4, 7]. Периодическая система дифференциальных уравнений с запаздывающим аргументом была также предложена в [14] для отслеживания динамики болезни Лайма как следствия взаимодействия спирохеты с многими позвоночными и переносчиком с двухлетним жизненным циклом с сильной сезонностью, где переменные состояний включают размеры популяции клещей на всех этапах, а задержки по времени соответствуют длительности развития переносчика на различных стадиях.

Пороговая динамика модели пространственной динамики мигрирующих птиц обсуждалась в [4, 7]. Порог связан со спектральным радиусом оператора монодромии, ассоциированного с линеаризованной системой (в окрестности некоторого нулевого состояния), с помощью теоремы Крейна—Рутмана и некоторых результатов из теории дискретных монотонных динамических систем. Такая пороговая динамика применялась так же в [3] для периодической эпидемиологической модели, которая включает взаимодействие перелетных и домашних птиц, а так же стратификацию популяции птиц в зависимости от статуса болезни (восприимчивый/инфицированный). Для приложений очень важно разработать метод расчета (оценки) указанного спектрального радиуса в случае, когда коэффициенты в модели близки к ступенчатым функциям, которые обращаются в нуль при отсутствии соответствующей биологической активности (например, рождаемость равна нулю вне периода гнездования, и миграция отсутствует вне миграционного периода). Это послужило основанием для перехода к конечномерной системе и применения асимптотического анализа для соответствующей популяционной модели миграции птиц (см. [11, 12]). Остается посмотреть, как эти методы связаны с подходом, разработанным в [1, 2], который сводит вычисление

спектрального радиуса оператора монодромии к краевой задаче для линейных дифференциальных уравнений.

В настоящей работе показано, как техника сведения к конечномерной системе и методы асимптотического анализа могут быть применены к соответствующим эпидемиологическим моделям. В частности, нашей целью является нахождение асимптотической формулы для динамического порога простой модели заболевания с двумя территориями, которые связаны миграцией птиц.

2. МОДЕЛЬ ЗАБОЛЕВАНИЯ

Для построения модели обозначим через S_w и S_b число восприимчивых к заболеванию птиц на территории зимовки и территории летней гнездовки соответственно. Здесь и далее нижний индекс w соответствует переменной, связанной с территорией зимовки, а индекс b — с территорией летней гнездовки. Также, пусть I_w и I_b — это число инфицированных птиц на территории зимовки и на территории летней гнездовки соответственно. Рассмотрим следующую периодическую систему дифференциальных уравнений с запаздывающим аргументом:

$$S'_w(t) = -[\mu_w^s + m_{wb}(t)]S_w(t) + \alpha_{bw}^s m_{bw}(t - \tau_{bw})S_b(t - \tau_{bw}) - \frac{\beta_w S_w(t)I_w(t)}{S_w(t) + I_w(t)}; \quad (2.1a)$$

$$I'_w(t) = -[\mu_w^i + m_{wb}(t)]I_w(t) + \alpha_{bw}^i m_{bw}(t - \tau_{bw})I_b(t - \tau_{bw}) + \frac{\beta_w S_w(t)I_w(t)}{S_w(t) + I_w(t)}; \quad (2.1b)$$

$$S'_b(t) = -[\mu_b^s + m_{bw}(t)]S_b(t) + \alpha_{wb}^s m_{wb}(t - \tau_{wb})S_w(t - \tau_{wb}) - \frac{\beta_b S_b(t)I_b(t)}{S_b(t) + I_b(t)} + b(t)S_b(t) \left[1 - \frac{S_b(t)}{K}\right]; \quad (2.1c)$$

$$I'_b(t) = -[\mu_b^i + m_{bw}(t)]I_b(t) + \alpha_{wb}^i m_{wb}(t - \tau_{wb})I_w(t - \tau_{wb}) + \frac{\beta_b S_b(t)I_b(t)}{S_b(t) + I_b(t)}, \quad (2.1d)$$

где μ_w^s и μ_b^s — смертность восприимчивых птиц, а μ_w^i и μ_b^i — смертность инфицированных птиц на зимней и летней территориях соответственно. Функция m_{bw} — скорость миграции с летней территории на зимнюю, а m_{wb} — скорость миграции с зимней территории на летнюю. Константы τ_{bw} и τ_{wb} используются для обозначения длительности перелета, а именно, время перелета птиц с одной территории на другую. Коэффициенты α_{bw}^s и α_{wb}^s — это вероятности выживания восприимчивых птиц во время перелета, а α_{bw}^i и α_{wb}^i — вероятности выживания инфицированных птиц во время миграции. Предполагается, что только восприимчивые (не зараженные) птицы могут размножаться, и их потомство также восприимчиво. Далее, предположим, что репродукция описывается логистической функцией с рождаемостью $b(t)$ и ёмкостью K . Константы β_w и β_b — скорости распространения заболевания на зимней и летней территориях соответственно. Мы используем стандартную функцию инцидентности и предполагаем, что инфицированные птицы не способны вылечиться.

3. ПОЛОЖИТЕЛЬНОСТЬ И ОГРАНИЧЕННОСТЬ

Мы полагаем все параметры в (2.1) положительными константами или неотрицательными и нетривиальными периодическими функциями с одинаковым периодом T . Системе с запаздыванием соответствуют следующие начальные условия:

$$\begin{aligned} S_w^0(\theta) \geq 0 \quad \text{и} \quad I_w^0(\theta) \geq 0 \quad \text{для любых} \quad \theta \in [-\tau_{wb}, 0]; \\ S_b^0(\theta) \geq 0 \quad \text{и} \quad I_b^0(\theta) \geq 0 \quad \text{для любых} \quad \theta \in [-\tau_{bw}, 0]. \end{aligned} \quad (3.1)$$

Определим соответствующее пространство состояний:

$$Y := C[-\tau_{wb}, 0] \times C[-\tau_{wb}, 0] \times C[-\tau_{bw}, 0] \times C[-\tau_{bw}, 0], \quad (3.2)$$

снабженное обычной максимум-нормой. Как и в [7], определим подпространство

$$M := \{(S_w^0, I_w^0, S_b^0, I_b^0) \in Y : \text{и} \quad S_w^0(0) = I_w^0(0) = S_b^0(0) = I_b^0(0) = 0, \quad (3.3)$$

$$m_{wb}(\theta)S_w^0(\theta) = m_{wb}(\theta)I_w^0(\theta) = 0 \quad \text{для любых} \quad \theta \in [-\tau_{wb}, 0], \quad \text{и} \quad (3.4)$$

$$m_{bw}(\theta)S_b^0(\theta) = m_{bw}(\theta)I_b^0(\theta) = 0 \quad \text{для любых} \quad \theta \in [-\tau_{bw}, 0]\}. \quad (3.5)$$

Предложение 3.1. Решения системы (2.1), соответствующие начальным условиям, неотрицательны для любого $t \geq 0$. Более того, если $(S_w^0, I_w^0, S_b^0, I_b^0) \in Y \setminus M$, тогда либо $(S_w(t), S_b(t)) > 0$ для всех $t > t^*$, либо $(I_w(t), I_b(t)) > 0$ для всех $t > t^*$, где $t^* := \tau_{wb} + \tau_{bw} + T$. В частности, если $S_w^0(0) > 0$, или $S_b^0(0) > 0$, или $m_{wb}(\theta)S_w^0(\theta) > 0$ для некоторых $\theta \in [-\tau_{wb}, 0]$, или $m_{bw}(\theta)S_b^0(\theta) > 0$ для некоторых $\theta \in [-\tau_{bw}, 0]$, тогда $(S_w(t), S_b(t)) > 0$ для всех $t > t^*$. Также, если $I_w^0(0) > 0$, или $I_b^0(0) > 0$, или $m_{wb}(\theta)I_w^0(\theta) > 0$ для некоторых $\theta \in [-\tau_{wb}, 0]$, или $m_{bw}(\theta)I_b^0(\theta) > 0$ для некоторых $\theta \in [-\tau_{bw}, 0]$, тогда $(I_w(t), I_b(t)) > 0$ для всех $t > t^*$.

Доказательство. Неотрицательность следует из стандартного доказательства, как в [9, теорема 5.2.1]. Второе утверждение может быть получено аналогично доказательству [7, предложение 2.1] или [3, теорема 3.2]. \square

Используя доказательство в [7, предложение 2.2], так же можно прийти к следующему результату.

Предложение 3.2. Пусть $N(t)$ — полная популяция птиц в системе (2.1) с начальными условиями (3.1). Тогда

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} N(t) \leq B/\mu,$$

где $B := \frac{K^2}{4} \max_{0 \leq t \leq T} b(t) < \infty$ и $\mu := \min\{\mu_w^s, \mu_w^i, \mu_b^s, \mu_b^i\} > 0$.

4. ПРЕДПОЛОЖЕНИЕ О МИГРАЦИИ

Как в [11], будем предполагать миграционную активность равной нулю во время летнего периода гнездования и периода зимовки. Численность популяции, оставшейся на территории зимовки (либо на территории летней гнездовки) после весеннего (либо осеннего) перелета пренебрежительно мала. Рождаемость предполагаем нулевой в зимние и осенние периоды.

Вследствие зависимости миграции птиц от времени года, естественно считать непостоянные коэффициенты в системе (2.1) периодическими функциями с периодом $T = 365$ дней. Пусть $t_0 = nT$, для произвольного фиксированного $n \in \mathbb{N}$. Сдвигая время, обозначим через t_0 момент начала перелета птиц на территорию летней гнездовки в некотором году. Пусть t_1 — момент окончания весеннего перелета. Предположим, что птицы начинают осеннюю миграцию в момент времени t_2 и заканчивают в момент времени t_3 . Пусть $T_1 := t_1 - t_0$, $T_2 := t_2 - t_1$, $T_3 := t_3 - t_2$ и $T_4 := t_0 + T - t_3$ представляют собой длительности рассматриваемых биологических процессов; $T_1 + T_2 + T_3 + T_4 = T$. Естественно также предположить, что $t_1 + \tau_{wb} < t_2$ и $t_3 + \tau_{bw} < t_0 + T$. В дальнейшем предполагаем, что скорости миграции будут кусочно-постоянными функциями:

$$m_{wb}(t) = M_{wb} \mathbf{1}_{t_0 < t < t_1} \quad \text{и} \quad m_{bw}(t) = M_{bw} \mathbf{1}_{t_2 < t < t_3}, \quad (4.1)$$

где $\mathbf{1}$ — характеристическая функция, которая равна единице, если переменная принадлежит интервалу, и нулю в обратном случае. Вторым предположением является то, что почти все птицы покидают зимний (соответственно, летний) участок после весенней (соответственно, осенней) миграции. Математически это означает, что величина

$$\varepsilon := e^{-M_{wb}T_1} + e^{-M_{bw}T_3} \quad (4.2)$$

достаточно мала. И, наконец, будем считать, что размножение не происходит осенью и зимой, а именно, функция рождаемости так же кусочно-постоянная:

$$b(t) = b_0 \cdot \mathbf{1}_{t_0 + \tau_{wb} < t < t_2}. \quad (4.3)$$

В следующих разделах, будем предполагать, что условия (4.1)–(4.3) всегда выполняются. Будем использовать обозначение $O(\varepsilon)$ для величины, которая стремится к нулю при $\varepsilon \rightarrow 0$, а $O(1)$ — для ограниченной величины.

5. ОСНОВНОЕ РЕПРОДУКТИВНОЕ СООТНОШЕНИЕ

Рассмотрим подсистему с отсутствием заболевания

$$S'_w(t) = -[\mu_w^s + m_{wb}(t)]S_w(t) + \alpha_{bw}^s m_{bw}(t - \tau_{bw})S_b(t - \tau_{bw}) \quad (5.1)$$

$$S'_b(t) = -[\mu_b^s + m_{bw}(t)]S_b(t) + \alpha_{wb}^s m_{wb}(t - \tau_{wb})S_w(t - \tau_{wb}) + b(t)S_b(t) [1 - S_b(t)/K], \quad (5.2)$$

которая была изучена в [4, 11]. Из [11, теорема 4.1] получаем асимптотическую формулу для основного (экологического) репродуктивного соотношения:

$$R_0^c \sim \frac{\exp[(b_0 - \mu_b^s)(T_1 + T_2 - \tau_{wb})]}{\exp[\mu_w^s(T_3 + T_4 - \tau_{bw})]} \frac{\alpha_{wb}^s \alpha_{bw}^s M_{wb} M_{bw}}{(M_{wb} + b_0 + \mu_w^s - \mu_b^s)(M_{bw} + \mu_b^s - \mu_w^s)}. \quad (5.3)$$

Следующие результаты следуют из применения хорошо изученной теории монотонных динамических систем (см. [15]) к нашей подсистеме.

Предложение 5.1. *Если $R_0^c < 1$, тогда положение нулевого равновесия в системе (2.1) является глобально асимптотически устойчивым.*

Доказательство. В силу [7, теорема 3.2] решения подсистемы (5.1) будут стремиться к нулю при $t \rightarrow \infty$, если $R_0^c < 1$. По [9, теорема 5.1.1] элементы $(S_w(t), S_b(t))$ решения начальной системы (2.1) ограничены решениями подсистемы (5.1) по принципу сравнения. Отсюда следует глобальная асимптотическая устойчивость тривиального равновесия. \square

Таким образом, если $R_0^c < 1$, тогда $(S_w(t), S_b(t)) \rightarrow 0$ для начальной системы (2.1), из чего также следует, что $(I_w(t), I_b(t)) \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$.

Рассмотрим случай, когда $R_0^c > 1$. Сначала рассмотрим линеаризованную систему для инфицированных птиц в положении нетривиального равновесия при отсутствии заболевания $(S_w^*(t), 0, S_b^*(t), 0)$:

$$I'_w(t) = [\beta_w - \mu_w^i - m_{wb}(t)]I_w(t) + \alpha_{bw}^i m_{bw}(t - \tau_{bw})I_b(t - \tau_{bw}); \quad (5.4a)$$

$$I'_b(t) = [\beta_b - \mu_b^i - m_{bw}(t)]I_b(t) + \alpha_{wb}^i m_{wb}(t - \tau_{wb})I_w(t - \tau_{wb}). \quad (5.4b)$$

Из [11, теорема 4.1] получаем основное (эпидемиологическое) репродуктивное соотношение:

$$R_0^p \sim \exp[r_b(T_1 + T_2 - \tau_{wb}) + r_w(T_3 + T_4 - \tau_{bw})] \frac{\alpha_{wb}^i \alpha_{bw}^i M_{wb} M_{bw}}{(M_{wb} - r_w + r_b)(M_{bw} - r_b + r_w)}, \quad (5.5)$$

где

$$r_w := \beta_w - \mu_w^i \quad \text{и} \quad r_b := \beta_b - \mu_b^i \quad (5.6)$$

это скорости распространения инфекции на двух территориях.

Предложение 5.2. *Если $R_0^c > 1$ и $R_0^p < 1$, тогда нетривиальное равновесие при отсутствии заболевания $(S_w^*(t), 0, S_b^*(t), 0)$ в системе (2.1) глобально асимптотически устойчиво.*

Доказательство. Из [7, теорема 3.2] и $R_0^p < 1$ следует, что решения подсистемы (5.4) стремятся к нулю при $t \rightarrow \infty$. Из ограниченности элементов $(I_w(t), I_b(t))$ решений начальной системы (2.1) решениями подсистемы (5.4) следует, что $I_w(t) \rightarrow 0$ и $I_b(t) \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$. Таким образом, система (2.1) сведена к подсистеме (5.1) (в смысле асимптотической периодичности), которая обладает глобальным асимптотически устойчивым периодическим равновесием $(S_w^*(t), S_b^*(t))$ в силу условия $R_0^c > 1$ и [7, теорема 3.2]. \square

6. СВЕДЕНИЕ К КОНЕЧНОМЕРНОЙ СИСТЕМЕ

Численное моделирование показывает, что если R_0^c и R_0^p одновременно превосходят единицу, тогда эндемическое равновесие неустойчиво в случае, когда R_0^p меньше R_0^c , а тривиальное равновесие устойчиво, когда R_0^p больше R_0^c . Естественно предположить существование порогового значения, обозначим его R_0^c , которое характеризует асимптотическую устойчивость тривиального равновесия. Для нахождения асимптотической формулы для R_0^c применим метод сведения к конечномерной системе, описанный в [11], чтобы свести дифференциальную систему уравнений с запаздывающим аргументом (2.1) к системе обыкновенных дифференциальных уравнений.

Напомним, что годичный интервал $[t_0, t_0 + T]$ разбит на четыре сезона значениями t_1, t_2 , и t_3 . Сначала рассмотрим весну на территории зимовки. Для $t \in [t_0, t_1]$, из (2.1) и (4.1) следует

$$S'_w(t) = -(\mu_w^s + M_{wb})S_w(t) - \frac{\beta_w S_w(t)I_w(t)}{S_w(t) + I_w(t)}; \quad (6.1)$$

$$I'_w(t) = -(\mu_w^i + M_{wb})I_w(t) + \frac{\beta_w S_w(t)I_w(t)}{S_w(t) + I_w(t)}. \quad (6.2)$$

Определим $P_w(t) := S_w(t)/[S_w(t) + I_w(t)]$ как отношение восприимчивых к болезни птиц ко всей популяции птиц. Произведя простые вычисления, получим

$$\frac{P'_w(t)}{P_w(t)} = \frac{S'_w(t)}{S_w(t)} - \frac{S'_w(t) + I'_w(t)}{S_w(t) + I_w(t)} = -(r_w + \mu_w^s)[1 - P_w(t)],$$

где $r_w := \beta_w - \mu_w^i$ — это скорость распространения инфекции, описанная в (5.6). Решением этого логистического уравнения является

$$P_w(t) = \frac{\exp[-(r_w + \mu_w^s)(t - t_0)]}{\exp[-(r_w + \mu_w^s)(t - t_0)] - 1 + 1/P_w(t_0)}. \quad (6.3)$$

Применяя это для уравнений с $S_w(t)$ и $I_w(t)$, получим

$$S_w(t) = S_w(t_0) \exp[-(\mu_w^s + M_{wb} + \beta_w \bar{P}_w(t))(t - t_0)]; \quad (6.4)$$

$$I_w(t) = I_w(t_0) \exp[-(\mu_w^i + M_{wb} - \beta_w \bar{P}_w(t))(t - t_0)], \quad (6.5)$$

где

$$\begin{aligned} \bar{P}_w(t) &:= \frac{1}{t - t_0} \int_{t_0}^t P_w(s) ds = \frac{1}{t - t_0} \int_{t_0}^t \left[1 + \frac{P'_w(s)}{(r_w + \mu_w^s)P_w(s)} \right] ds = \\ &= -\frac{\log[P_w(t_0)e^{-(r_w + \mu_w^s)(t - t_0)} - P_w(t_0) + 1]}{(r_w + \mu_w^s)(t - t_0)}. \end{aligned}$$

Заметим, что усредненная величина $\bar{P}_w(t)$ лежит в интервале $[0, 1]$ и равна 0 тогда и только тогда, когда $P(t_0) = 0$, и равна 1 при $P(t_0) = 1$. Теперь рассмотрим популяцию птиц на территории летней гнездовки во время весенней миграции. Для $t \in [t_0 + \tau_{wb}, t_1 + \tau_{wb}]$, где τ_{wb} — это время запаздывания, применяя (2.1), (4.1), и (4.3), получаем

$$S'_b(t) = \alpha_{wb}^s M_{wb} S_w(t - \tau_{wb}) - \frac{\beta_b S_b(t)I_b(t)}{S_b(t) + I_b(t)} - \mu_b^s S_b(t) + b_0 S_b(t)[1 - S_b(t)/K]; \quad (6.6)$$

$$I'_b(t) = \alpha_{wb}^s M_{wb} I_w(t - \tau_{wb}) + \frac{\beta_b S_b(t)I_b(t)}{S_b(t) + I_b(t)} - \mu_b^i I_b(t). \quad (6.7)$$

Эта система уравнений интегрируема, хотя найти решение в конечном виде, кажется невозможным. Также заметим, что из (4.2) и (6.4)-(6.5) следует $S_w(t_1) = O(\varepsilon)S_w(t_0)$ и $I_w(t_1) = O(\varepsilon)I_w(t_0)$ при $\varepsilon \rightarrow 0$. Далее, из (2.1) и (4.1) имеем

$$S_w(t) = O(\varepsilon)S_w(t_0) \quad \text{и} \quad I_w(t) = O(\varepsilon)I_w(t_0) \quad (6.8)$$

для всех $t \in [t_1, t_2 + \tau_{wb}]$. Как было раньше упомянуто, величина $O(\varepsilon)$ стремится к нулю при уменьшении ε , описанного в (4.2).

Теперь рассмотрим популяцию птиц на территории гнездовки в летнее время. Для $t \in [t_1 + \tau_{wb}, t_2]$, как уже было показано, из (2.1) и (4.1) получаем

$$S'_b(t) = -\frac{\beta_b S_b(t)I_b(t)}{S_b(t) + I_b(t)} - \mu_b^s S_b(t) + b_0 S_b(t)[1 - S_b(t)/K]; \quad (6.9)$$

$$I'_b(t) = \frac{\beta_b S_b(t)I_b(t)}{S_b(t) + I_b(t)} - \mu_b^i I_b(t). \quad (6.10)$$

Эта система уравнений так же интегрируема.

Далее, рассмотрим динамику осенней миграции. Для $t \in [t_2, t_3]$, из (2.1), (4.1), и (4.3) имеем

$$S'_b(t) = -(\mu_b^s + M_{bw})S_b(t) - \frac{\beta_b S_b(t)I_b(t)}{S_b(t) + I_b(t)}; \quad (6.11)$$

$$I'_b(t) = -(\mu_b^i + M_{bw})I_b(t) + \frac{\beta_b S_b(t)I_b(t)}{S_b(t) + I_b(t)}. \quad (6.12)$$

Это напоминает систему (6.1)-(6.2). Имеем следующую замкнутую форму:

$$S_b(t) = S_b(t_2) \exp[-(\mu_b^s + M_{bw} + \beta_b \bar{P}_b(t))(t - t_2)]; \quad (6.13)$$

$$I_b(t) = I_b(t_2) \exp[-(\mu_b^i + M_{bw} - \beta_b \bar{P}_b(t))(t - t_2)], \quad (6.14)$$

где

$$\bar{P}_b(t) := \frac{1}{t - t_2} \int_{t_2}^t P_b(s) ds = -\frac{\log[P_b(t_2)e^{-(r_b + \mu_b^s)(t-t_2)} - P_b(t_2) + 1]}{(r_b + \mu_b^s)(t - t_2)},$$

а

$$P_b(t) := \frac{S_b(t)}{S_b(t) + I_b(t)} = \frac{\exp[-(r_b + \mu_b^s)(t - t_2)]}{\exp[-(r_b + \mu_b^s)(t - t_2)] - 1 + 1/P_b(t_2)} \quad (6.15)$$

это отношение восприимчивых птиц ко всей популяции. Из (4.2) и (6.13)-(6.14) получаем $S_b(t_3) = O(\varepsilon)S_b(t_2)$ и $I_b(t_3) = O(\varepsilon)I_b(t_2)$. Поэтому, из (2.1), (4.1), и (4.3) следует, что

$$S_b(t) = O(\varepsilon)[S_b(t_0) + S_w(t_0)] \quad \text{и} \quad I_b(t) = O(\varepsilon)[I_b(t_0) + I_w(t_0)] \quad (6.16)$$

для любых $t \in [t_3, t_0 + T + \tau_{bw}]$. Напомним, что величина $O(\varepsilon)$ стремится к нулю при стремлении к нулю ε , описанного в (4.2).

Систему уравнений для территории зимовки также получаем из (2.1) и (4.1):

$$S'_w(t) = \alpha_{bw}^s M_{bw} S_b(t - \tau_{bw}) - \frac{\beta_w S_w(t)I_w(t)}{S_w(t) + I_w(t)} - \mu_w^s S_w(t); \quad (6.17)$$

$$I'_w(t) = \alpha_{bw}^i M_{bw} I_b(t - \tau_{bw}) + \frac{\beta_w S_w(t)I_w(t)}{S_w(t) + I_w(t)} - \mu_w^i I_w(t). \quad (6.18)$$

Наконец, рассмотрим популяцию птиц в зимнее время. В силу (6.16), остается рассмотреть только систему, связанную с территорией зимовки. Для $t \in [t_3 + \tau_{bw}, t_0 + T]$ легко заметить, что из (2.1) и (4.1)

$$S'_w(t) = -\mu_w^s S_w(t) - \frac{\beta_w S_w(t)I_w(t)}{S_w(t) + I_w(t)}; \quad (6.19)$$

$$I'_w(t) = -\mu_w^i I_w(t) + \frac{\beta_w S_w(t)I_w(t)}{S_w(t) + I_w(t)}. \quad (6.20)$$

Как и в (6.4)-(6.5), решение находится в явном виде:

$$S_w(t) = S_w(t_3 + \tau_{bw}) \exp[-(\mu_w^s + M_{wb} + \beta_w \bar{P}_w(t))(t - t_3 - \tau_{bw})]; \quad (6.21)$$

$$I_w(t) = I_w(t_3 + \tau_{bw}) \exp[-(\mu_w^i + M_{wb} - \beta_w \bar{P}_w(t))(t - t_3 - \tau_{bw})], \quad (6.22)$$

где

$$\begin{aligned} \bar{P}_w(t) &:= \frac{1}{t - t_3 - \tau_{bw}} \int_{t_3 + \tau_{bw}}^t P_w(s) ds = \\ &= -\frac{\log[P_w(t_3 + \tau_{bw})e^{-(r_w + \mu_w^s)(t-t_3-\tau_{bw})} - P_w(t_3 + \tau_{bw}) + 1]}{(r_w + \mu_w^s)(t - t_3 - \tau_{bw})} \end{aligned}$$

и

$$P_w(t) = \frac{\exp[-(r_w + \mu_w^s)(t - t_3 - \tau_{bw})]}{\exp[-(r_w + \mu_w^s)(t - t_3 - \tau_{bw})] - 1 + 1/P_w(t_3 + \tau_{bw})}. \quad (6.23)$$

Таким образом, используя метод сведения к конечномерной системе (см. [11]), мы показали, что при неотрицательных начальных величинах ($S_w(t_0)$, $I_w(t_0)$, $S_b(t_0)$, $I_b(t_0)$), соответствующих началу

весны, система дифференциальных уравнений с запаздыванием аргумента (2.1) сводится к четырем последовательным системам обыкновенных дифференциальных уравнений (см. [11]): (6.1)-(6.2) и (6.6)-(6.7) во время весенней миграции; (6.9)-(6.10) во время летнего гнездования; (6.11)-(6.12) и (6.17)-(6.18) во время осенней миграции; и (6.19)-(6.20) в период зимовки.

7. ПОРОГОВАЯ ВЕЛИЧИНА ДЛЯ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЗАБОЛЕВАНИЯ

Используя уже преобразованные системы обыкновенных дифференциальных уравнений, определим и вычислим динамический порог R_0^e . Нелинейность стандартной функции инцидентности препятствует линеаризации систем обыкновенных дифференциальных уравнений относительно S_w , I_w , S_b , I_b . Однако, систему можно рассматривать как зависимость уравнений от следующих переменных: S_w , I_w , S_w/I_w , S_b , I_b и S_b/I_b . Тогда ее можно линеаризовать при $S_w(t_0) = 0$, $I_w(t_0) = 0$, $S_w(t_0)/I_w(t_0) = 0$, $S_b(t_0) = 0$, $I_b(t_0) = 0$ и $S_b(t_0)/I_b(t_0) = 0$. При $t \in [t_0, t_1]$ из (6.1)-(6.2) имеем

$$S'_w(t) = -(\mu_w^s + M_{wb})S_w(t) - \beta_w S_w(t); \quad (7.1)$$

$$I'_w(t) = -(\mu_w^i + M_{wb})I_w(t). \quad (7.2)$$

При $t \in [t_0 + \tau_{wb}, t_1 + \tau_{wb}]$ из (6.6)-(6.7) имеем

$$S'_b(t) = \alpha_{wb}^s M_{wb} S_w(t - \tau_{wb}) - \beta_b S_b(t) + (b_0 - \mu_b^s) S_b(t); \quad (7.3)$$

$$I'_b(t) = \alpha_{wb}^s M_{wb} I_w(t - \tau_{wb}) - \mu_b^i I_b(t), \quad (7.4)$$

При $t \in [t_1 + \tau_{wb}, t_2]$ из (6.9)-(6.10) имеем

$$S'_b(t) = (b_0 - \mu_b^s) S_b(t) - \beta_b S_b(t); \quad (7.5)$$

$$I'_b(t) = -\mu_b^i I_b(t). \quad (7.6)$$

При $t \in [t_2, t_3]$ из (6.11)-(6.12) имеем

$$S'_b(t) = -(\mu_b^s + M_{bw}) S_b(t) - \beta_b S_b(t); \quad (7.7)$$

$$I'_b(t) = -(\mu_b^i + M_{bw}) I_b(t). \quad (7.8)$$

При $t \in [t_3 + \tau_{bw}, t_0 + T]$ из (6.17)-(6.18) имеем

$$S'_w(t) = \alpha_{bw}^s M_{bw} S_b(t - \tau_{bw}) - \beta_w S_w(t) - \mu_w^s S_w(t); \quad (7.9)$$

$$I'_w(t) = \alpha_{bw}^i M_{bw} I_b(t - \tau_{bw}) - \mu_w^i I_w(t). \quad (7.10)$$

При $t \in [t_3 + \tau_{bw}, t_0 + T]$ из (6.19)-(6.20) имеем

$$S'_w(t) = -\mu_w^s S_w(t) - \beta_w S_w(t); \quad (7.11)$$

$$I'_w(t) = -\mu_w^i I_w(t). \quad (7.12)$$

Пусть F — отображение Пуанкаре, действующее по правилу:

$$F : \begin{pmatrix} S_w(t_0) \\ I_w(t_0) \\ S_w(t_0)/I_w(t_0) \\ S_b(t_0) \\ I_b(t_0) \\ S_b(t_0)/I_b(t_0) \end{pmatrix} \rightarrow \begin{pmatrix} S_w(t_0 + T) \\ I_w(t_0 + T) \\ S_w(t_0 + T)/I_w(t_0 + T) \\ S_b(t_0 + T) \\ I_b(t_0 + T) \\ S_b(t_0 + T)/I_b(t_0 + T) \end{pmatrix} \quad (7.13)$$

Через $DF(0)$ обозначим значение линеаризованного оператора DF в точке тривиального равновесия, т. е. $DF(0)$ это квадратная матрица размера 6×6 , полученная при интегрировании указанной системы линейных уравнений. Теперь определим R_0^e как спектральный радиус линейного оператора (матрицы) $DF(0)$.

Теорема 7.1. Порог R_0^e описывается через следующую асимптотическую формулу:

$$\begin{aligned} R_0^e &\sim \frac{\exp[(b_0 - \mu_b^s - \beta_b + \mu_b^i)(T_1 + T_2 - \tau_{wb})]}{\exp[(\beta_w + \mu_w^s - \mu_w^i)(T_3 + T_4 - \tau_{bw})]} \times \\ &\times \frac{\alpha_{wb}^s(M_{wb} + \mu_w^i - \mu_b^i)}{\alpha_{bw}^i(M_{wb} + b_0 + \mu_w^s - \mu_b^s + \beta_w - \beta_b)} \times \\ &\times \frac{\alpha_{bw}^s(M_{bw} + \mu_b^i - \mu_w^i)}{\alpha_{bw}^i(M_{bw} + \mu_b^s - \mu_w^s + \beta_b - \beta_w)}. \end{aligned} \quad (7.14)$$

Доказательство. Решая линейную систему уравнений (7.1)-(7.12), получаем

$$S_w(t) = S_w(t_0)e^{-(\mu_w^s + M_{wb} + \beta_w)(t-t_0)}; \quad (7.15)$$

$$I_w(t) = I_w(t_0)e^{-(\mu_w^i + M_{wb})(t-t_0)} \quad (7.16)$$

при $t \in [t_0, t_1]$, и

$$\begin{aligned} S_b(t) &= S_b(t_0 + \tau_{wb})e^{(b_0 - \mu_b^s - \beta_b)(t-t_0 - \tau_{wb})} + \\ &+ \frac{\alpha_{wb}^s M_{wb} S_w(t_0)}{M_{wb} + b_0 + \beta_w - \beta_b + \mu_w^s - \mu_b^s} \times \\ &\times [e^{(b_0 - \mu_b^s - \beta_b)(t-t_0 - \tau_{wb})} - e^{-(\mu_w^s + M_{wb} + \beta_w)(t-t_0 - \tau_{wb})}] \end{aligned} \quad (7.17)$$

$$\begin{aligned} I_b(t) &= I_b(t_0 + \tau_{wb})e^{-\mu_b^i(t-t_0 - \tau_{wb})} + \frac{\alpha_{wb}^s M_{wb} I_w(t_0)}{M_{wb} + \mu_w^i - \mu_b^i} \times \\ &\times [e^{-\mu_b^i(t-t_0 - \tau_{wb})} - e^{-(\mu_w^i + M_{wb})(t-t_0 - \tau_{wb})}] \end{aligned} \quad (7.18)$$

при $t \in [t_0 + \tau_{wb}, t_1 + \tau_{wb}]$, и

$$S_b(t) = S_b(t_1 + \tau_{wb})e^{(b_0 - \mu_b^s - \beta_b)(t-t_1 - \tau_{wb})}; \quad (7.19)$$

$$I_b(t) = I_b(t_1 + \tau_{wb})e^{-\mu_b^i(t-t_1 - \tau_{wb})} \quad (7.20)$$

при $t \in [t_1 + \tau_{wb}, t_2]$, и

$$S_b(t) = S_b(t_2)e^{-(\mu_b^s + M_{bw} + \beta_b)(t-t_2)}; \quad (7.21)$$

$$I_b(t) = I_b(t_2)e^{-(\mu_b^i + M_{bw})(t-t_2)} \quad (7.22)$$

при $t \in [t_2, t_3]$, и

$$\begin{aligned} S_w(t) &= S_w(t_2 + \tau_{bw})e^{-(\beta_w + \mu_w^s)(t-t_2 - \tau_{bw})} + \frac{\alpha_{bw}^s M_{bw} S_b(t_2)}{M_{bw} + \beta_b - \beta_w + \mu_b^s - \mu_w^s} \times \\ &\times [e^{-(\beta_w + \mu_w^s)(t-t_2 - \tau_{bw})} - e^{-(\mu_b^s + M_{bw} + \beta_b)(t-t_2 - \tau_{bw})}]; \end{aligned} \quad (7.23)$$

$$\begin{aligned} I_w(t) &= I_w(t_2 + \tau_{bw})e^{-\mu_w^i(t-t_2 - \tau_{bw})} + \frac{\alpha_{bw}^i M_{bw} I_b(t_2)}{M_{bw} + \mu_b^i - \mu_w^i} \times \\ &\times [e^{-\mu_w^i(t-t_2 - \tau_{bw})} - e^{-(\mu_b^i + M_{bw})(t-t_2 - \tau_{bw})}] \end{aligned} \quad (7.24)$$

при $t \in [t_2 + \tau_{bw}, t_3 + \tau_{bw}]$, и

$$S_w(t) = S_w(t_3 + \tau_{bw})e^{-(\beta_w + \mu_w^s)(t-t_3 - \tau_{bw})}; \quad (7.25)$$

$$I_w(t) = I_w(t_3 + \tau_{bw})e^{-\mu_w^i(t-t_3 - \tau_{bw})} \quad (7.26)$$

при $t \in [t_3 + \tau_{bw}, t_0 + T]$.

Как и в доказательстве [11, теорема 4.1], из (4.2), (6.8), и (6.16) следует $S_b(t_0 + T) = O(\varepsilon)$, $I_b(t_0 + T) = O(\varepsilon)$, $S_b(t_0 + T)/I_b(t_0 + T) = O(\varepsilon)$ и

$$S_w(t_0 + T) = (DF)_{11}(0)S_w(t_0) + O(1)S_b(t_0); \quad (7.27)$$

$$I_w(t_0 + T) = (DF)_{22}(0)I_w(t_0) + O(1)I_b(t_0); \quad (7.28)$$

$$\frac{S_w(t_0 + T)}{I_w(t_0 + T)} = (DF)_{33}(0)\frac{S_w(t_0)}{I_w(t_0)} + O(1), \quad (7.29)$$

где $O(1)$ — ограниченная величина, и

$$(DF)_{11}(0) \sim \frac{\exp[(b_0 - \mu_b^s - \beta_b)(T_1 + T_2 - \tau_{wb})]}{\exp[(\beta_w + \mu_w^s)(T_3 + T_4 - \tau_{bw})]} \times \\ \times \frac{\alpha_{wb}^s M_{wb}}{M_{wb} + b_0 + \mu_w^s - \mu_b^s + \beta_w - \beta_b} \times \\ \times \frac{\alpha_{bw}^s M_{bw}}{M_{bw} + \mu_b^s - \mu_w^s + \beta_b - \beta_w}, \quad (7.30)$$

и

$$(DF)_{22}(0) \sim \exp[-\mu_b^i(T_1 + T_2 - \tau_{wb}) - \mu_w^i(T_3 + T_4 - \tau_{bw})] \times \\ \times \frac{\alpha_{wb}^i \alpha_{bw}^i M_{wb} M_{bw}}{(M_{wb} + \mu_w^i - \mu_b^i)(M_{bw} + \mu_b^i - \mu_w^i)}, \quad (7.31)$$

и

$$(DF)_{33}(0) \sim \frac{\exp[(b_0 - \mu_b^s - \beta_b + \mu_b^i)(T_1 + T_2 - \tau_{wb})]}{\exp[(\beta_w + \mu_w^s - \mu_w^i)(T_3 + T_4 - \tau_{bw})]} \times \\ \times \frac{\alpha_{wb}^s (M_{wb} + \mu_w^i - \mu_b^i)}{\alpha_{bw}^i (M_{wb} + b_0 + \mu_w^s - \mu_b^s + \beta_w - \beta_b)} \times \\ \times \frac{\alpha_{bw}^s (M_{bw} + \mu_b^i - \mu_w^i)}{\alpha_{bw}^i (M_{bw} + \mu_b^s - \mu_w^s + \beta_b - \beta_w)}. \quad (7.32)$$

Из определения R_0^e следует, что

$$R_0^e = \max\{(DF)_{11}(0), (DF)_{22}(0), (DF)_{33}(0)\} = (DF)_{33}(0).$$

Теорема доказана. \square

Замечание 7.2. Легко заметить, что при $r_w = r_b$ из выражений (5.3), (5.5), и (7.14) следует

$$R_0^e \sim \frac{R_0^c}{R_0^p}.$$

Из определения R_0^e и преобразования системы (2.1) к конечномерной периодической системе мы получили локальную асимптотическую устойчивость тривиального равновесия.

Теорема 7.3. Если $R_0^c > 1$, $R_0^p > 1$ и $R_0^e < 1$, тогда тривиальное равновесие системы (2.1) локально асимптотически устойчиво. Если $R_0^c > 1$, $R_0^p > 1$ и $R_0^e > 1$, тогда тривиальное равновесие системы (2.1) локально асимптотически неустойчиво.

Доказательство. Если $R_0^e < 1$, тогда спектральный радиус линеаризованного отображения Пуанкаре (по определению) будет меньше единицы при $S_w(t_0) = 0$, $I_w(t_0) = 0$, $S_w(t_0)/I_w(t_0) = 0$, $S_b(t_0) = 0$, $I_b(t_0) = 0$, and $S_b(t_0)/I_b(t_0) = 0$. Следовательно, тривиальное равновесие локально асимптотически устойчиво. Если $R_0^e > 1$, тогда требуется линеаризовать систему при $S_w(t_0) = 0$, $I_w(t_0) = 0$, $I_w(t_0)/S_w(t_0) = 0$, $S_b(t_0) = 0$, $I_b(t_0) = 0$, и $I_b(t_0)/S_b(t_0) = 0$. Метод, используемый при выводе асимптотической формулы для R_0^e , показывает, что соответствующий спектральный радиус равен $\max\{R_0^c, R_0^p, 1/R_0^e\}$, который также превосходит единицу. Таким образом, мы доказали, что тривиальное равновесие локально асимптотически неустойчиво. \square

Замечание 7.4. Чтобы показать идею линеаризации стандартной функции инцидентности, используется простейшая SIR-модель с периодической логистической функцией рождаемости:

$$S'(t) = b(t)S(t)[1 - S(t)/K] - \frac{\beta S(t)I(t)}{S(t) + I(t)} - \mu^s S(t); \\ I'(t) = \frac{\beta S(t)I(t)}{S(t) + I(t)} - \mu^i I(t).$$

Основное экологическое репродуктивное соотношение R_0^c равно

$$R_0^c = e^{(\bar{b} - \beta - \mu^s)T},$$

где

$$\bar{b} = \frac{1}{T} \int_0^T b(t) dt$$

— усредненная функция рождаемости за время T . Основное эпидемиологическое репродуктивное соотношение R_0^p равно

$$R_0^p = e^{(\beta - \mu^i)T}.$$

Введем новую функцию $T(t) := S(t)/I(t)$ и линеаризуем нашу систему уравнений при $S(0) = 0$, $I(0) = 0$, и $T(0) = 0$. Получим:

$$\begin{aligned} S'(t) &= [b(t) - \beta - \mu^s]S(t); \\ I'(t) &= -\mu^i I(t); \\ T'(t) &= [b(t) - \beta - \mu^s + \mu^i]T(t). \end{aligned}$$

Проинтегрировав эту линейную систему уравнений по данному периоду получим динамический порог:

$$R_0^e := \max\{e^{(\bar{b} - \beta - \mu^s)T}, e^{-\mu^i T}, e^{(\bar{b} - \beta - \mu^s + \mu^i)T}\} = e^{(\bar{b} - \beta - \mu^s + \mu^i)T} = \frac{R_0^c}{R_0^p}.$$

Далее введем функцию $V(t) := I(t)/S(t)$ и линеаризуем систему при $S(0) = 0$, $I(0) = 0$, и $V(0) = 0$:

$$\begin{aligned} S'(t) &= [b(t) - \mu^s]S(t); \\ I'(t) &= (\beta - \mu^i)I(t); \\ T'(t) &= -[b(t) - \beta - \mu^s + \mu^i]T(t). \end{aligned}$$

Спектральный радиус соответствующего линеаризованного отображения Пуанкаре равен максимуму R_0^c , R_0^p , и $1/R_0^e$ (см. доказательство предыдущей теоремы).

8. ОБСУЖДЕНИЕ

В данной работе был использован метод сведения к конечномерной системе и некоторые методы асимптотического анализа. Была выведена асимптотическая формула для двух основных репродуктивных соотношений (R_0^c and R_0^p) и порога (R_0^e) для простейшей модели распространения птичьего гриппа перелетными птицами между двумя территориями. Два основных репродуктивных соотношения R_0^c и R_0^p характеризуют экологическую и эпидемиологическую динамику соответственно, а различие между R_0^c и R_0^p определяется порогом R_0^e следующим образом:

- $R_0^c < 1$: тривиальное равновесие глобально асимптотически устойчиво.
- $R_0^c > 1$ и $R_0^p < 1$: (положительное периодическое решение с нулевой заболеваемостью) глобально асимптотически устойчиво.
- $R_0^c > 1$, $R_0^p > 1$, и $R_0^e < 1$: тривиальное равновесие локально асимптотически устойчиво.
- $R_0^c > 1$, $R_0^p > 1$, и $R_0^e > 1$: тривиальное равновесие локально асимптотически неустойчиво.

Доказать глобальную асимптотическую устойчивость в случае 3, а также существование глобально асимптотически устойчивого эндемического периодического решения в случае 4 проблематично, т. к. полная модель содержит систему зависимых уравнений и подсистему «хищник—жертва». Поэтому применение теории монотонных динамических систем [15] невозможно.

Так же хотелось бы отметить, что используемое определение основных репродуктивных соотношений для периодической системы — это репродуктивное соотношение, установившееся после небольшого возмущения нулевого равновесия в течение одного периода. Математически это определяется спектральным радиусом отображения Пуанкаре. Это немного отличается от определения основной репродуктивной величины, которая использует оператор (матрицу) рождаемости [5, 6, 8, 10, 13].

Благодарность. Данное исследование было частично поддержано Советом по естественным наукам и технике Канады и Канадской исследовательской кафедральной программой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вальтер Х. О., Скубачевский А. Л. О спектре оператора монодромии для медленно осциллирующих периодических решений функционально-дифференциальных уравнений// Докл. РАН. — 2002. — 384. — с. 442–445.
2. Вальтер Х. О., Скубачевский А. Л. О мультипликаторах Флоке для медленно осциллирующих периодических решений нелинейных функционально-дифференциальных уравнений// Тр. Моск. Мат. об-ва. — 2002. — 64. — с. 3–54.
3. Bourouiba L., Gourley S., Liu R., Wu J. The interaction of migratory birds and domestic poultry and its role in sustaining avian influenza// SIAM J. Appl. Math. — 2011. — 71. — с. 487–516.
4. Bourouiba L., Wu J., Newman S., Takekawa J., Natdorj T., Batbayar N., Bishop C. M., Hawkes L. A., Butler P. J., Wikelski M. Spatial dynamics of bar-headed geese migration in the context of H5N1// J. R. Soc. Interface. — 2010. — 7. — с. 1627–1639.
5. Diekmann O., Heesterbeek J. A. P., Metz J. A. J. On the definition and the computation of the basic reproduction ratio R_0 in models for infectious diseases in heterogeneous populations// J. Math. Biol. — 1990. — 28, № 4. — с. 365–382.
6. Diekmann O., Heesterbeek J. A. P., Roberts M. G. The construction of next-generation matrices for compartmental epidemic models// J. R. Soc. Interface. — 2010. — 47. — с. 873–885.
7. Gourley S., Liu R., Wu J. Spatiotemporal distributions of migratory birds: patchy models with delay// SIAM J. Appl. Dyn. Syst. — 2010. — 9. — с. 589–610.
8. Heffernan J. M., Smith R. J., Wahl L. M. Perspectives on the basic reproductive ratio// J. R. Soc. Interface. — 2005. — 47. — с. 873–885.
9. Smith H. L. Monotone dynamical systems. An introduction to the theory of competitive and cooperative systems. — Providence: AMS, 1995.
10. Van den Driessche P., Watmough J. Reproduction numbers and sub-threshold endemic equilibria for compartmental models of disease transmission// Math. Biosci. — 2002. — 180. — с. 29–48.
11. Wang X.-S., Wu J. Seasonal migration dynamics: periodicity, transition delay, and finite dimensional reduction// Proc. R. Soc. Lond. Ser. A Math. Phys. Eng. Sci. — 2012. — 468, № 2139. — с. 634–650.
12. Wang X.-S., Wu J. Approximating periodic patterns and dynamic threshold for patchy model of migratory birds with delay// Canadian Applied Mathematics Quarterly. — В печати.
13. Wang W., Zhao X.-Q. Threshold dynamics for compartmental epidemic models in periodic environments// J. Dynam. Differential Equations. — 2008. — 20, № 3. — с. 699–717.
14. Wu X., Duvvuri V., Lu Y., Ogden N., Wu J. Investigation of the use of Fourier analysis to estimate development rates and seasonal activity of the tick vector of Lyme Disease Ixodes scapularis// В печати. — 2012.
15. Zhao X.-Q. Dynamical systems in population biology. — CMS Books in Math. — New York: Springer, 2003.

Xiang-Sheng Wang

Центр моделирования болезней,
Лаборатория промышленной и прикладной математики,
Канада М3Ж 1Р3, Торонто, Йоркский университет
Jianhong Wu

Центр моделирования болезней,
Лаборатория промышленной и прикладной математики,
Канада М3Ж 1Р3, Торонто, Йоркский университет
E-mail: wujh@mathstat.yorku.ca