632.4:578.087.1

MEDEDELINGEN VAN DE LANDBOUWHOGESCHOOL
WAGENINGEN • NEDERLAND • 64–15 (1964)

# EEN KWANTITATIEVE BESCHRIJVING VAN DE ONTWIKKELING VAN EEN SCHIMMELPOPULATIE

L. C. A. CORSTEN*

*Afdeling Wiskunde Landbouwhogeschool,*
*Wageningen, Nederland*

(Ontvangen 26-VIII-1964)

## Inleiding en probleem

Laat in een substraat b.v. een blad op een gegeven moment een schimmelspoor arriveren. Na een incubatietijd van $p$ dagen, begint deze schimmel zelf nieuwe sporen te vormen en wel gedurende $s$ achtereenvolgende dagen, telkens $r$ sporen per dag. Elk van deze nieuwe sporen gaat na een incubatietijd van $p$ dagen weer nieuwe sporen vormen volgens hetzelfde schema en in dezelfde mate als de eerste. Het totaal aantal gevormde sporen en daarmede de bezetting van het substraat, wordt aldus in het verloop van de tijd steeds groter.

Systematische berekening van dit aantal $n_t$ bij voortschrijdende tijd voor enkele waarden van $p$, $r$ en $s$ en grafisch uitzetten van log $n_t$ tegen de tijd $t$ had bij Dr. A. J. P. Oort, hoogleraar in de plantenziektenkunde aan de Landbouwhogeschool, het vermoeden doen ontstaan dat log $n_t$ wellicht door een lineaire functie van $t$ benaderd zou kunnen worden met name voor grote waarden van $t$.

Zijn vraag was het nu of dit inderdaad het geval is en, zo ja, of een expliciete uitdrukking voor zulk een benadering te geven is.

Het bevestigende antwoord op het eerste deel van de vraag is besloten in de hierna volgende berekening van een benadering van $n_t$, het antwoord op het tweede deel van de vraag.

## De voortbrengende functie van $n_t$

Laat de opeenvolgende dagen genummerd worden als $t = 0, 1, 2, \ldots$ met de aankomst van de eerste schimmelspoor op het tijdstip $t = 0$. Wij merken verder

* De auteur van de Mededelingen van de Landbouwhogeschool, Wageningen No. 64–15, L. C. A. Corsten is hoogleraar in de wiskundige statistiek.

op dat elke spoor, ontstaan op tijdstip $t$, telkens $r$ nieuwe sporen voortbrengt op de tijdstippen $t + p, t + p + 1, \ldots, t + p + s - 1$.

Daaruit volgt dat het aantal nieuw gevormde sporen op tijdstip $t$ gelijk is aan $r$ maal de som van de aantallen sporen, ontstaan op de $s$ tijdstippen $t - p$, $t - p - 1 \ldots$, $t - p - s + 1$, dit althans voorlopig voor $t \geqslant p + s$ om niet in de moeilijkheid van tijdstippen met negatief nummer terecht te komen. Dus voor $t \geqslant p + s$ hebben wij:

$$n_t - n_{t-1} = r\{(n_{t-p} - n_{t-p-1}) + (n_{t-p-1} - n_{t-p-2}) + \ldots + \\ + (n_{t-p-s+2} - n_{t-p-s+1}) + (n_{t-p-s+1} - n_{t-p-s})\}$$

ofwel

$$n_t - n_{t-1} = r(n_{t-p} - n_{t-p-s}).$$

Er geldt dus een lineaire differentievergelijking voor $n_t$, en wel van de orde $p + s$:

$$n_t = n_{t-1} + rn_{t-p} - rn_{t-p-s} \qquad (t \geqslant p + s). \qquad (1)$$

Eerst door toevoeging van $p + s$ z.g. randvoorwaarden zal de functie $n_t$ van $t$ geheel bepaald kunnen zijn. Een gedeelte van deze voorwaarden vinden wij in het feit dat er in het begin, d.i. in de eerste $p$ tijdstippen slechts één spoor is; wij stellen dus $n_0 = n_1 = .. = n_{p-1} = 1$.

Hieraan voegen wij nog toe de $s$ voorwaarden $n_{-s} = n_{-s+1} = \ldots = n_{-1} = 0$.

Door deze overigens formele toevoeging van negatieve tijdstippen bereiken we tevens dat (1) nu zelfs geldt voor alle $t \geqslant p$. Immers voor zover onder de $s$ tijdstippen $t - p, \ldots, t - p - s + 1$, die in de opstelling van de uitdrukking voor $n_t$ een rol speelden, er zijn met een negatieve index, behoeven wij daarvan ook geen bijdrage aan de toename op tijdstip $t$ te verwachten, terwijl de toename op tijdstip 0 door de ingevoerde voorwaarden juist 1 bedraagt.

De berekening van $n_t$ geschiedt nu met behulp van de z.g. voortbrengende functie van $n_t$ gedefinieerd als $N(x) = \sum_{t=0}^{\infty} x^t n_t$. Dit is een machtreeks in $x$ die, zoals blijken zal, voor voldoende kleine $|x|$ convergent is. Vergelijking (1) wordt aan weerskanten met $x^t$ vermenigvuldigd en wel voor $t = p, p + 1, \ldots$ en al deze vergelijkingen worden opgeteld. Wij verkrijgen:

$$\sum_{t=p}^{\infty} x^t n_t = \sum_{t=p}^{\infty} x^t n_{t-1} + r \sum_{t=p}^{\infty} x^t n_{t-p} - r \sum_{t=p}^{\infty} x^t n_{t-p-s},$$

of

$$\sum_{t=p}^{\infty} x^t n_t = x \sum_{t=p-1}^{\infty} x^t n_t + rx^p \sum_{t=0}^{\infty} x^t n_t - rx^{p+s} \sum_{t=-s}^{\infty} x^t n_t,$$

of

$$N(x) - (1 + x + \ldots + x^{p-1}) = x\{N(x) - (1 + x + \ldots + x^{p-2})\} + \\ + rx^p N(x) - rx^{p+s} N(x),$$

of

$$N(x) - 1 = xN(x) + rx^p N(x) - rx^{p+s} N(x).$$

Dus

$$N(x) = (1 - x - rx^p + rx^{p+s})^{-1}. \tag{2}$$

Door deze uitdrukking in een machtreeks in $x$ te ontwikkelen hebben wij $n_t$, althans in theorie, ter beschikking als de coëfficiënt van $x^t$ in die ontwikkeling. De vraag is echter hoe zulk een reeksontwikkeling te realiseren.

Men beschouwe daartoe de situatie dat $N(x)$ van de vorm $g(x)/f(x)$ is, met $g(x)$ en $f(x)$ veeltermen in $x$; ons probleem is hiervan een bijzonder geval.

Voor zover $g(x)$ van hogere graad is dan $f(x)$, kan men door uitdelen een veelterm in $x$ verkrijgen en een term van de vorm $g(x)/f(x)$ waarin $g(x)$ van lagere graad is dan $f(x)$. Laat $x_1, x_2, \ldots$ de nulpunten van de veelterm $f(x)$ voorstellen (reëel of complex); voorlopig wordt verondersteld dat onder de wortels van $f(x) = 0$ geen meervoudige voorkomen. Bovendien kan zulk een wortel niet 0 zijn. Anders zou $N(x)$ voor $x \to 0$ geen limiet hebben, terwijl volgens de definitie $N(0) = 0$. Het is nu mogelijk

$$\frac{g(x)}{f(x)} = \frac{g(x)}{a(x - x_1)(x - x_2)\ldots}$$

gelijk te stellen aan

$$\frac{\rho_1}{x_1 - x} + \frac{\rho_2}{x_2 - x} + \ldots .$$

Teneinde de waarde van b.v. $\rho_1$ in deze partieelbreuksplitsing te bepalen, worden beide leden van

$$\frac{g(x)}{a(x - x_1)(x - x_2)\ldots} = \frac{-\rho_1}{x - x_1} + \frac{-\rho_2}{x - x_2} + \ldots$$

met $f(x) = a(x - x_1)(x - x_2)(x - x_3)\ldots$ vermenigvuldigd en vervolgens wordt voor $x$ de waarde $x_1$ gesubstitueerd.

Men vindt dan: $g(x_1) = -\rho_1 a(x_1 - x_2)(x_1 - x_3)\ldots$ of na de opmerking dat $a(x_1 - x_2)(x_1 - x_3)\ldots = f'(x_1)$, d.i. de afgeleide van $f(x)$ naar $x$ waarna substitutie van $x_1$ voor $x$, is: $\rho_1 = -g(x_1)/f'(x_1)$, en algemeen

$$\rho_k = -g(x_k)/f'(x_k). \tag{3}$$

Vervolgens kan een term als $\dfrac{\rho_k}{x_k - x}$ aldus worden ontwikkeld:

$\dfrac{\rho_k}{x_k\left(1 - \dfrac{x}{x_k}\right)} = \dfrac{\rho_k}{x_k}\left(1 + \dfrac{x}{x_k} + \left(\dfrac{x}{x_k}\right)^2 + \ldots\right)$, d.i. een convergente meetkundige reeks mits $\left|\frac{x}{x_k}\right| < 1$ ofwel $|x| < |x_k|$ is.

Als dus $|x|$ kleiner is dan de kleinste $|x_k|$ is een volledige reeksontwikkeling mogelijk en is $N(x)$ convergent. De coëfficiënt van $x^t$ is die ontwikkeling is

$$n_t = \frac{\rho_1}{x_1^{t+1}} + \frac{\rho_2}{x_2^{t+1}} + \dots .$$

## BENADERING VAN $n_t$

In de zojuist gevonden functie $n_t$ van $t$ zal de term, die in de noemer de wortel $x_k$ met minimale absolute waarde bevat, bij toenemende $t$ overwegen over alle andere termen. Anders gezegd, asymptotisch is slechts de term met minimale $|x_k|$ van belang; de andere kunnen dan verwaarloosd worden.

De beperking dat alle wortels van $f(x) = 0$ enkelvoudig zijn, kunnen wij ook nog verzwakken. Laat b.v. een wortel $x_k$ tweevoudig zijn. In de partieelbreuksplitsing leidt dat tot een extra-term van de vorm $a_k(x_k - x)^{-2}$, waarin $a_k$ evenals de teller $\rho_k$ van de term $\rho_k/(x_k - x)$ anders berekend wordt dan in het geval dat $x_k$ enkelvoudig is, maar toch eenduidig bepaald is. De reeksontwikkeling van die term geeft een bijdrage $(t + 1)a_k/x_k^{t+2}$ aan de coëfficiënt van $x^t$. Als $x_k$ niet de wortel is met kleinste absolute waarde zal asymptotisch ook de bijdrage van zulk een term verwaarloosd mogen worden. Wij kunnen nu dus zeggen, dat asymptotisch slechts de term met minimale $|x_k|$ van belang is en wel met een bijdrage $\rho_k/x_k^{t+1}$, ook indien slechts de wortel $x_k$ met minimale absolute waarde een enkelvoudige wortel van $f(x) = 0$ is.

Ofschoon de nulpunten van de noemer van (2) in het algemeen niet alle overzien kunnen worden, zien we wel dat de vergelijking $rx^{p+s} - rx^p - x + 1 = 0$ een wortel $x = 1$ heeft. Deling door $x - 1$ geeft:

$$rx^p\left(\frac{x^s - 1}{x - 1}\right) = 1$$

of

$$x^{s-1} + x^{s-2} + \dots + x + 1 = r^{-1}x^{-p}. \tag{4}$$

We moeten nu twee gevallen onderscheiden, namelijk: 1) $s = 1$ en 2) $s > 1$.

In het eerste geval is de ontwikkeling der populatie bijzonder eenvoudig nl. 1 spoor op tijdstip 0, $r$ nieuwe op tijdstip $p$, $r^2$ nieuwe op tijdstip $2p$ enz. Derhalve is voor $r = 1$ en $s = 1 : n_t = [t/p] + 1$, waarin $[t/p]$ het aantal gehelen in de breuk $t/p$ voorstelt; voor $r > 1$ en $s = 1$ is $n_t$ de som van een meetkundige reeks met reden $r$ en $[t/p] + 1$ termen. Dan is

$$n_t = \frac{r^{[t/p]+1} - 1}{r - 1} . \tag{5}$$

In het tweede geval ($s > 1$) is het linkerlid van (4) voor positieve $x$ monotoon stijgend en wel vanaf de waarde 1 voor $x = 0$ naar $+ \infty$ voor $x = + \infty$. Het rechterlid is voor positieve $x$ monotoon dalend en wel vanaf $+ \infty$ voor $x = 0$ tot de waarde 0 voor $x = + \infty$. Er is dan dus één en niet meer dan een positieve enkelvoudige wortel van de vergelijking (4); omdat voor $x = 1$ het linkerlid gelijk is aan $s$ en het rechterlid gelijk aan $r^{-1}$, zal, omdat $s > r^{-1}$ is, deze wortel kleiner dan 1 zijn. Noem deze wortel $x_1$.

Wij merken voorts op dat een andere, eventueel complexe wortel van (4) en niet gelijk aan $x_1$ in absolute waarde nooit gelijk aan of kleiner dan $x_1$ kan zijn. Want als dat het geval was, dan zou de absolute waarde van het linkerlid voor die wortel kleiner moeten zijn dan voor $x_1$ en die van het rechter lid tenminste zo groot als voor $x_1$, hetgeen een strijdigheid zou betekenen. Derhalve is asymptotisch $n_t = \rho_1/x_1{}^{t+1}$ waarin $\rho_1$ volgens (3) en (2) gelijk is aan

$$\frac{-1}{(p + s)rx_1{}^{p+s-1} - prx_1{}^{p-1} - 1},$$

zodat

$$n_t = \frac{\left(\dfrac{1}{x_1}\right)^t}{x_1 + prx_1{}^p - (p + s)rx_1{}^{p+s}}.$$

Asymptotisch is dus (voor $s > 1$)

$$\log n_t = - \log \{x_1 + prx_1{}^p - (p + s)rx_1{}^{p+s}\} + t \log \frac{1}{x_1}. \qquad (6)$$

Het in de vraag gestelde vermoeden blijkt dus juist te zijn. Hoe groter $t$, des te beter wordt de benadering van $\log n_t$ door (6), een lineaire functie in $t$ met $\log (1/x_1)$ als helling en een van de $\log n_t$ – as afgesneden stuk dat eveneens een functie is van $x_1$, de ene positieve wortel van (4).

Volledigheidshalve kan men ook in (5) aan weerskanten de logarithme nemen en verkrijgt (voor $s = 1$ en $r > 1$) de benadering $\log n_t = (t/p)\log r - \log(r - 1)$ d.i. eveneens een lineaire functie in $t$, nu met $(\log r)/p$ als helling. Voor het trivale geval $r = s = 1$ verkrijgt men bij benadering $\log n_t = \log t - \log p$, een sterk van de overige gevallen afwijkend beeld.

## Enige numerieke uitkomsten

Voor enige combinaties van waarden voor $p$, $r$ en $s$ is de boven omschreven benaderingsmethode toegepast. De positieve wortel $x_1$ van (4) werd daartoe electronisch op de IBM 1620 bepaald door de heer Labaar, waarna berekening van de constanten in de functie (6) eenvoudig is. Omdat voor $n_t$ een logarithmische schaal gebruikt wordt, is echter het nemen van de logarithme achterwege gebleven. De combinaties zijn in tabel 1 gerangschikt naar opklimmende waarden van de helling. De waarden $1/x_1$ zijn de factoren, waarmee de populatie dagelijks bij goede benadering aangroeit.

TABEL 1.

| $p$ | $r$ | $s$ | $1/x_1$ | $\{x_1 + prx_1^p - (p+s)rx_1^{p+s}\}^{-1}$ | $(-\log x_1)^{-1}$ |
|---|---|---|---|---|---|
| 5 | 2 | 2 | 1.288 | 0.8220 | 9.099 |
| 5 | 2 | 5 | 1.412 | 0.5395 | 6.671 |
| 5 | 5 | 2 | 1.526 | 0.5377 | 5.447 |
| 5 | 5 | 5 | 1.637 | 0.4210 | 4.671 |
| 2 | 2 | 2 | 1.769 | 0.9745 | 4.037 |
| 2 | 2 | 5 | 1.977 | 0.7103 | 3.378 |
| 2 | 5 | 2 | 2.627 | 0.7099 | 2.384 |
| 2 | 5 | 5 | 2.784 | 0.6164 | 2.249 |

Voor het grafisch bepalen van de richting van de benaderende lijn, kan men gebruik maken van het feit dat met een toename van één eenheid op de logarithmisch verdeelde as voor $n_t$ (b.v. van $10^2$ tot $10^3$) een toename in de $t$-schaal correspondeert van $1/\log(1/x_1)$ eenheden; dat is de reden van de toevoeging van de kolom $(-\log x_1)^{-1}$.

Het belangrijkst zijn inderdaad de hellingen. Dat de lijnen (zie figuur 1) de $n_t$ – as niet ver van $n_t = 1$ snijden is een aangename bijkomstigheid.

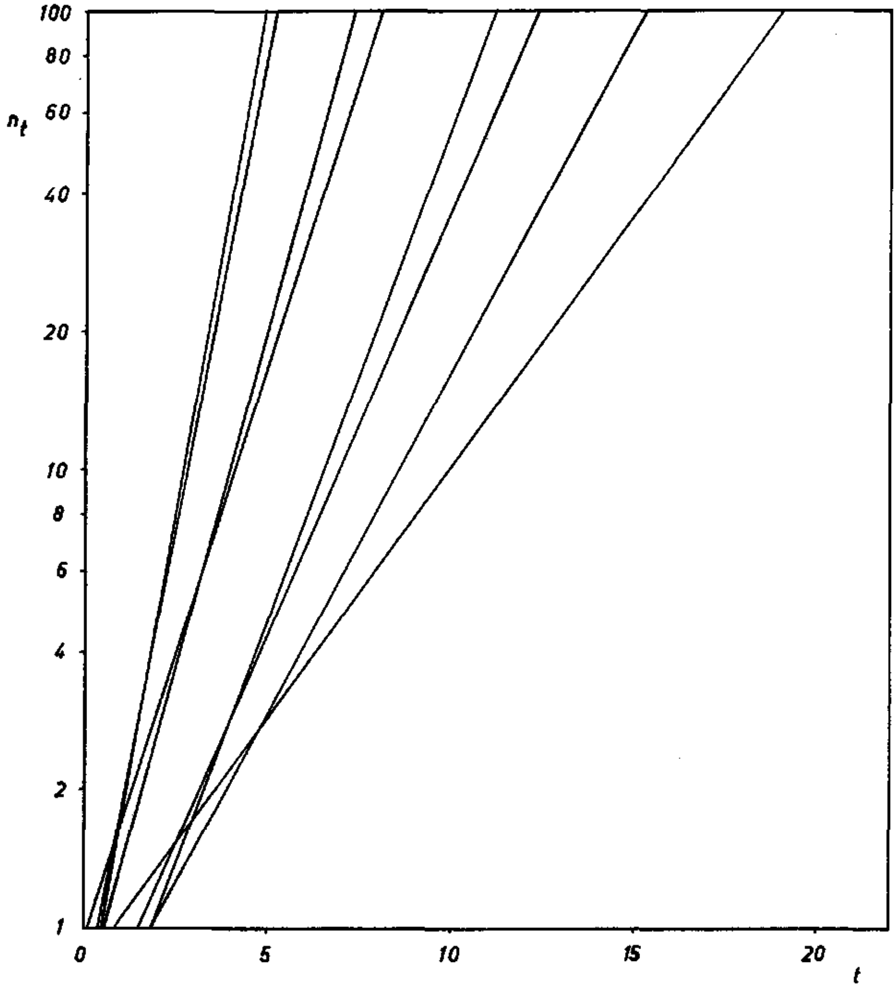


FIG. 1. Benadering van $n_t$ als functie van $t$ voor verschillende waarden van $p$, $r$ en $s$ volgens tabel 1.