



การแพร่ขยายแบบคลื่นในพลศาสตร์ประชากรเชิงชีวภาพ

Wave Propagation in Biological Population Dynamics

ไวพจน์ งามสอาด¹

บทคัดย่อ

การเติบโตและการแพร่กระจายของประชากรเป็นปัญหาเชิงชีวภาพพื้นฐาน สมการฟิชเชอร์เป็นแบบจำลองที่ใช้กันอย่างกว้างขวางในระบบนี้ ในบทความนี้เราจะนำเสนอผลเฉลยของสมการฟิชเชอร์ที่แสดงให้เห็นถึงการแพร่ขยายแบบคลื่นในประชากร

Abstract

The growth and dispersal of populations are the fundamental biological problems. The Fisher equation is a model that has been widely used in this system. In this article, we present the solutions of the Fisher equation that indicate the wave propagation in populations.

คำสำคัญ: สมการฟิชเชอร์ พลศาสตร์ประชากร คลื่นเคลื่อนที่

Keywords: Fisher equation, Population dynamics, Traveling wave

¹สาขาวิชาฟิสิกส์ คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยพะเยา อำเภอเมือง จังหวัดพะเยา 56000

บทนำ

ในปี ค.ศ. 1937 Fisher (Fisher, 1937) ได้ศึกษาปัญหาการแพร่ (diffusion) ของยีนกลายพันธุ์ (mutant gene) ในพันธุศาสตร์ประชากร (population genetics) ผ่านแบบจำลองปฏิกิริยาการแพร่ (reaction-diffusion model) จากผลเฉลย (solution) เขาพบว่าความหนาแน่นของประชากร (population density) มีการแพร่ขยาย (propagation) ในลักษณะคล้ายคลื่นที่มีรูปร่างคงตัวและเคลื่อนที่ด้วยอัตราเร็วคงที่ เรียกว่า “คลื่นเคลื่อนที่” (traveling wave) ซึ่งผลเฉลยนี้ก็ตรงกับผลเฉลยของ Kolmogoroff Petrovsky และ Piscounoff (KPP) ที่ได้ศึกษาสมการปฏิกิริยาการแพร่ในปีเดียวกันนั่นเอง (ดูในเอกสารอ้างอิง (Murray, 2002) แทน) นับตั้งแต่นั้นเป็นต้นมาปรากฏการณ์การแพร่ขยายแบบคลื่นจึงได้ดึงดูดความสนใจของนักวิทยาศาสตร์เชิงทฤษฎีอย่างยิ่ง ไม่ว่าจะเป็น นักฟิสิกส์ นักคณิตศาสตร์ นักเคมี หรือ นักชีววิทยา ในปัจจุบันนี้การประยุกต์ใช้สมการ Fisher หรือ KPP (ต่อไปจะเรียกว่า สมการ Fisher-KPP) มิได้ถูกจำกัดอยู่แต่ในเรื่องของพลศาสตร์ประชากรเชิงชีวภาพ (biological population dynamics) เพียงอย่างเดียวเท่านั้น สมการ Fisher-KPP ได้ถูกนำมาประยุกต์ใช้เพื่ออธิบายปรากฏการณ์ต่าง ๆ ที่เกิดขึ้นในธรรมชาติกันอย่างกว้างขวาง เช่น ทฤษฎีการเผาไหม้ (combustion theory) ปฏิกิริยาเคมี (chemical reaction) และ ปรากฏการณ์ขนถ่ายในพลาสมา (transport phenomena in plasma) (Murray, 2002) ดังนั้นในบทความเชิงปริทัศน์นี้เราจะนำเสนอการก่อเกิดคลื่นของการแพร่ขยายของประชากรผ่านผลเฉลยของสมการ Fisher-KPP รวมถึงสมการที่ต่อยอดจากสมการ Fisher-KPP ด้วย ซึ่งปรากฏการณ์แพร่ขยายแบบคลื่นนี้ยังคงเป็นที่สนใจของนักวิจัยมาจนถึงปัจจุบัน

เราเริ่มต้นศึกษาปรากฏการณ์นี้โดยการพิจารณาพลศาสตร์ของประชากรในปริภูมิ 1 มิติ (1 dimensional space) ที่อธิบายด้วยสมการเชิงอนุพันธ์ (differential equation)

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\frac{\partial j}{\partial x} + f(u) \quad (1)$$

โดยที่ $u = u(x, t)$ คือ ความหนาแน่นของประชากร (population density) ที่ตำแหน่ง x และ เวลา t (ประชากรในที่นี้อาจหมายถึงประชากรของสิ่งมีชีวิตหรืออนุภาคของสารเคมีก็ได้) j คือ ฟลักซ์ของประชากร (population flux) และ $f(u)$ คือ ฟังก์ชันปฏิกิริยา (reaction function) ถ้าประชากรแต่ละตัวเคลื่อนที่แบบบราวเนียน (Brownian motion) หรือ เคลื่อนที่แบบสุ่ม (random motion) ฟลักซ์ของประชากรจะเป็นไปตามกฎของฟิคค์ (Fick's law) กล่าวคือ ฟลักซ์ของประชากรจะแปรผันตรงกับเกรเดียนต์ของความหนาแน่นของประชากร นั่นคือ

$$j = -D \frac{\partial u}{\partial x} \quad (2)$$

โดยที่ D คือ สัมประสิทธิ์การแพร่ (diffusion coefficient) และเป็นค่าคงที่ (Murray, 2002) ฟลักซ์ของประชากรนี้อธิบายถึงพฤติกรรมของการแพร่ของระบบ กล่าวคือ ประชากรมีแนวโน้มที่จะกระจายตัวจากบริเวณที่มีความหนาแน่นสูงไปยังบริเวณที่มีความหนาแน่นต่ำ เมื่อแทน (2) ลงใน (1) เราได้

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u) \tag{3}$$

สมการ (3) นี้รู้จักกันในนาม “สมการปฏิกิริยาการแพร่” (reaction-diffusion equation) ถ้าพิจารณาที่ตำแหน่งคงที่ใด ๆ ($\partial u / \partial x = 0$) จากสมการ (3) เราพบว่า $f(u) = \partial u / \partial t$ ดังนั้นฟังก์ชันปฏิกิริยา $f(u)$ นี้จึงเท่ากับอัตราการเปลี่ยนแปลงความหนาแน่นของประชากรเทียบกับเวลาที่เกิดจากอันตรกิริยาภายใน Fisher (Fisher, 1937) ได้ใช้ฟังก์ชันปฏิกิริยาที่เป็นไปตามกฎลอจิสติก (logistic law) คือ

$$f(u) = \gamma u \left(1 - \frac{u}{u_s} \right) \tag{4}$$

โดยที่ γ คือ ค่าคงที่ในหน่วย 1/s และ u_s คือ ความหนาแน่นอิ่มตัว (saturated density) กฎลอจิสติกนี้อธิบายถึงการเพิ่มขึ้นของประชากรภายใต้ทรัพยากรที่มีอยู่จำกัด โดยในช่วงแรก ($u < u_s / 2$) ประชากรมีอัตราการเพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็ว หลังจากนั้น ($u > u_s / 2$) ประชากรเพิ่มขึ้นด้วยอัตราลดลงตามประชากรที่เพิ่มขึ้น และในที่สุดเมื่อประชากรเพิ่มขึ้นจนถึงจุดอิ่มตัวที่ความหนาแน่น u_s แล้วอัตราการเพิ่มของประชากรเป็นศูนย์ ดังนั้นความหนาแน่นของประชากรจึงถูกจำกัดค่า กล่าวคือ $0 \leq u \leq u_s$ เมื่อแทน (4) ลงใน (3) เราได้

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \gamma u \left(1 - \frac{u}{u_s} \right) \tag{5}$$

สมการ (5) นี้เป็นสมการเชิงอนุพันธ์ย่อยแบบไม่เชิงเส้น (nonlinear partial differential equation) ที่รู้จักกันในนาม “สมการฟิชเชอร์” (Fisher equation) ซึ่งเป็นสมการแบบไม่เชิงเส้นที่ง่ายที่สุด Fisher (Fisher, 1937) ได้วิเคราะห์สมการ (5) และพบว่าผลเฉลยเป็นคลื่นเคลื่อนที่ที่มีอัตราเร็ว $v \geq 2\sqrt{D\gamma}$ และภายในปีเดียวกันนั้นกลุ่มของ Kolmogoroff Petrovsky และ Piskounoff (KPP) ก็ได้ศึกษาสมการปฏิกิริยาการแพร่ (3) ในเชิงคณิตศาสตร์ที่มากขึ้น (Murray, 2002) ซึ่งผลเฉลยของกลุ่มนี้สอดคล้องกับผลเฉลยของ Fisher นอกจากนั้นแล้ว KPP เสนอว่า $f(u)$ เป็นฟังก์ชันใดๆ ที่มีคุณสมบัติดังนี้ คือ จะมี u_1 และ u_2 ที่ $u_1 \in u$ และ $u_2 \in u$ แล้ว $f(u_1) = f(u_2) = 0$ $u_1 \leq u \leq u_2$ $f'(u_1) > 0$ และ $f'(u_1) > f'(u_2)$ ดังนั้นฟังก์ชันปฏิกิริยา ลอจิสติก (4) สอดคล้องกับเงื่อนไขดังกล่าว ยิ่งไปกว่านั้น KPP ยังพบว่าความหนาแน่นเริ่มต้น (initial density) ของประชากร $u_0(x) = u(x, 0)$ ที่มีการกระจายตัวแบบฟังก์ชันขั้นบันไดของเฮฟวิไซด์ (Heaviside step function) คือ

$$\begin{aligned} u_0(x) &= u_s & x \leq x_0 \\ u_0(x) &= 0 & x_0 < x \end{aligned} \tag{6}$$

จะลู่เข้าสู่ (converge) ผลเฉลยที่เป็นคลื่นเคลื่อนที่เสมอ (Murray, 2002)

สำหรับประชากรเชิงชีวภาพ เช่น มนุษย์หรือสัตว์ การเคลื่อนที่แบบสุ่มอาจไม่สะท้อนความจริง เนื่องจากสิ่งมีชีวิตมีกลไกของระบบประสาทที่ซับซ้อนและมีความจำ การเคลื่อนที่จึงไม่ใช่การเดินสุ่ม ดังนั้นกฎของ

พิกัดจึงต้องถูกดัดแปลงเพื่อให้สอดคล้องกับการเคลื่อนที่ของประชากรเชิงชีวภาพ ในปี ค.ศ. 1975 Gurney และ Nisbet (Gurney and Nisbet, 1975) เสนอว่าสิ่งมีชีวิตมักเคลื่อนที่เข้าหาแหล่งอาหารและหลีกเลี่ยงฝูงชน (crowd avoided movement) โดยอัตราเร็วของการเคลื่อนที่ขึ้นอยู่กับความหนาแน่นของประชากร ดังนั้นสัมประสิทธิ์การแพร่จึงไม่ใช่ค่าคงที่แต่แปรผันกับความหนาแน่นของประชากร นั่นคือ $D = D(u)$ ดังนั้นพลักซ์ของประชากรจึงกลายเป็น $j = -D(u) \partial u / \partial x$ และเมื่อแทน j ลงในสมการ (1) เราได้

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left[D(u) \frac{\partial u}{\partial x} \right] + f(u) \quad (7)$$

ในกรณีที่ย่างที่สุดเราสันนิษฐานว่าสัมประสิทธิ์การแพร่แบบนี้แปรผันตรงกับความหนาแน่นของประชากร นั่นคือ $D(u) = D_0 (u/u_s)$ โดยที่ D_0 คือค่าคงที่มีหน่วยเดียวกับสัมประสิทธิ์การแพร่ (Gurney and Nisbet, 1975; Newman, 1980) ซึ่งหมายความว่า การแพร่เพิ่มขึ้นตามความหนาแน่นของประชากรที่มากขึ้น ทั้งนี้เพื่อหลีกเลี่ยงฝูงชนที่แออัดนั่นเอง เมื่อแทน $D(u)$ ลงในสมการ (7) เราได้

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D_0 \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{u}{u_s} \frac{\partial u}{\partial x} \right) + \gamma u \left(1 - \frac{u}{u_s} \right) \quad (8)$$

สมการ (8) นี้เรียกว่า “สมการปฏิกริยาการแพร่ขึ้นกับความหนาแน่น” (density-dependent reaction-diffusion equation) หรือในที่นี้เราเรียกว่า “สมการขยาย Fisher-KPP” (extended Fisher-KPP equation) ในปี ค.ศ. 1980 Newman (Newman, 1980) และ Aronson (ดูในเอกสารอ้างอิง (Murray, 2002) แทน) ต่างได้ศึกษาสมการ (8) นี้และพบผลเฉลยแบบคลื่นเคลื่อนที่โดยมีอัตราเร็วคลื่นที่น้อยสุด คือ $v_{\min} = \sqrt{D\gamma/2}$ ต่อมาในปี ค.ศ. 1977 Gurtin และ MacCamy (Gurtin and MacCamy, 1977) ได้ขยายสัมประสิทธิ์การแพร่ให้อยู่ในรูปทั่วไปมากขึ้น คือให้ $D(u) = D_0 (u/u_s)^p$ โดยที่ $p > 0$ และในปี ค.ศ. 1983 Newman (Newman, 1983) ได้เขียนฟังก์ชันปฏิกริยาโลจิสติกในรูปทั่วไปเช่นกัน คือ $\gamma u \left[1 - (u/u_s)^p \right]$ ดังนั้นสมการ (7) ที่อยู่ในรูปทั่วไปคือ

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D_0 \frac{\partial}{\partial x} \left[\left(\frac{u}{u_s} \right)^p \frac{\partial u}{\partial x} \right] + \gamma u \left[1 - \left(\frac{u}{u_s} \right)^p \right]; \quad p > 0 \quad (9)$$

โดย p บ่งบอกถึงระดับของการตอบสนองต่อความกดดันอันเนื่องมาจากความหนาแน่นของประชากรที่เพิ่มขึ้น กล่าวคือ ถ้า p มีค่ามากประชากรมีแนวโน้มที่จะแพร่ออกจากบริเวณนั้นเร็วขึ้นแต่อัตราการเกิดจะลดลง และผลเฉลยในรูปแบบคลื่นเคลื่อนที่ของสมการ (9) ได้ถูกค้นพบโดย Newman (Newman, 1983) นั่นเอง โดยในกรณีนี้ อัตราเร็วคลื่นที่น้อยสุด คือ $v_{\min} = \sqrt{D\gamma/(p+1)}$ ซึ่งรายละเอียดของการวิเคราะห์ผลเฉลยของสมการ Fisher-KPP แบบต้นฉบับ (5) และสมการขยาย Fisher-KPP (9) จะนำเสนอในหัวข้อต่อไป

ผลเฉลยแบบคลื่นเคลื่อนที่ของสมการ Fisher-KPP และ สมการขยาย Fisher-KPP

หัวข้อนี้นำเสนอผลเฉลยแบบคลื่นเคลื่อนที่ของสมการ Fisher-KPP (5) และ สมการขยาย Fisher-KPP (9) โดยเราจะวิเคราะห์เงื่อนไขบางประการที่ก่อให้เกิดการแพร่ขยายแบบคลื่นเคลื่อนที่ในระบบประชากรเชิงชีวภาพ โดยในบทความนี้เราพยายามใช้เทคนิคทางคณิตศาสตร์เท่าที่จำเป็น สำหรับผู้ที่สนใจการวิเคราะห์ทางคณิตศาสตร์ขั้นสูง ขอให้ท่านศึกษาจากเอกสารอ้างอิง (Murray, 2002) ก่อนอื่นเพื่อให้ง่ายเราพิจารณาสมการ (5) ในระบบที่ไร้หน่วย (dimensionless system) ซึ่งได้ซ่อน 3 พารามิเตอร์ที่วัดได้ยากในระบบจริงไว้ คือ γ D และ u_s โดยเรานิยามตัวแปรใหม่ดังนี้

$$u^* = \frac{u}{u_s}, \quad t^* = \gamma t, \quad x^* = \sqrt{\frac{\gamma}{D}}x \tag{10}$$

เมื่อแทน (10) ลงใน (5) เราได้สมการ Fisher-KPP แบบไร้หน่วย คือ

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + u(1-u) \tag{11}$$

(สัญลักษณ์ * ถูกเอาออกเพื่อความสะดวกในการอ่าน) (Murray, 2002) ในระบบไร้หน่วยนี้ความหนาแน่นของประชากรจึงถูกจำกัดค่าอยู่ที่ $0 \leq u \leq 1$ โดยเราสังเกตว่าสมการ (11) มีสถานะสมดุล (equilibrium state) u_{eq} อยู่สองค่า คือ $u_{eq} = \{0, 1\}$ โดยพิจารณาจาก $\frac{\partial u_{eq}}{\partial t} = \frac{\partial^2 u_{eq}}{\partial x^2} = 0$ นั่นคือ $f(u_{eq}) = u_{eq}(1-u_{eq}) = 0$

ถ้าความหนาแน่นของประชากรมีการแพร่ขยายแบบคลื่นเคลื่อนที่ไปทางขวามือ เราจะหาคำตอบที่อยู่ในรูปของ

$$u(x, t) = \phi(z); \quad z = x - vt \tag{12}$$

โดยที่ $\phi(z)$ เป็นโปรไฟล์คลื่น (wave profile) $v \geq 0$ คือ อัตราเร็วคลื่น (wave speed) และ z เรียกว่าตัวแปรคลื่น (wave variable) (Murray, 2002) เราคำนวณอนุพันธ์ของ u ในตัวแปรคลื่นโดยใช้กฎลูกโซ่ (chain rule) นั่นคือ $\frac{\partial u}{\partial t} = (\frac{\partial \phi}{\partial z})(\frac{\partial z}{\partial t}) = -v\phi'$ และ $\frac{\partial u}{\partial x} = (\frac{\partial \phi}{\partial z})(\frac{\partial z}{\partial x}) = \phi'$ เมื่อแทนพจน์เหล่านี้ลงในสมการ (11) เราได้ $-v\phi' = \phi'' + \phi(1-\phi)$ หรือจัดรูปใหม่เป็น

$$\phi'' + v\phi' + \phi - \phi^2 = 0 \tag{13}$$

เราจะเห็นว่าเมื่อแทนผลเฉลยในรูปแบบคลื่นในสมการ (12) แล้วสมการ (11) ลดรูปกลายเป็นสมการเชิงอนุพันธ์สามัญแบบไม่เชิงเส้น (nonlinear ordinary differential equation) แต่อย่างไรก็ตามการหาผลเฉลยของสมการ (13) ก็ยังไม่ง่ายเนื่องจากมีพจน์ ϕ^2 แต่ในกรณีที่ความหนาแน่นของประชากรมีค่าน้อย ๆ $\phi \approx 0$ พจน์ ϕ^2 สามารถละทิ้งได้ ดังนั้นโดยการประมาณนี้สมการ (13) กลายเป็น

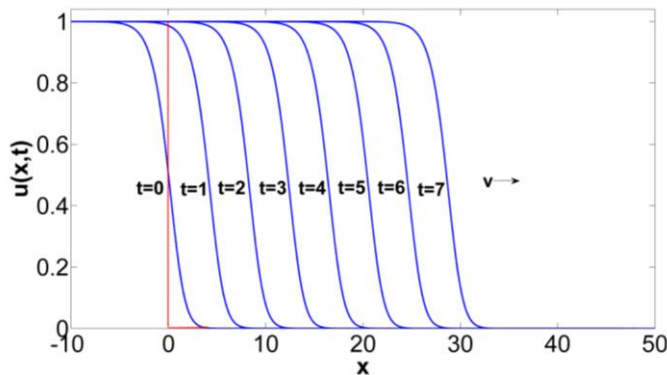
$$\phi'' + v\phi' + \phi = 0 \tag{14}$$

ซึ่งก็คือสมการเชิงอนุพันธ์สามัญแบบเชิงเส้น (linear ordinary differential equation) ที่มีผลเฉลยทั่วไป คือ

$$\phi(z) = e^{\lambda z} \quad (15)$$

โดยที่ λ คือ ค่าลักษณะเฉพาะ (eigenvalue) เราพิจารณาค่าของ λ โดยการแทน (15) ลงใน (14) และพบว่า

$$\lambda^2 + v\lambda + 1 = 0 \Rightarrow \lambda = \frac{-v \pm \sqrt{v^2 - 4}}{2} \quad (16)$$



รูปที่ 1 กราฟแสดงผลเฉลยแบบคลื่นเคลื่อนที่ไปทางขวามือ (21) ด้วยอัตราเร็วคงที่ v ของสมการ Fisher-KPP (13) โดยที่เวลา $t = 0$ โพรไฟล์ความหนาแน่นของประชากร มีรูปร่างใกล้เคียงกับฟังก์ชันขั้นบันไดของเฮพวิสต์ (6) โดยที่ $u_s = 1$ และ $x_0 = 0$

เนื่องจากความหนาแน่นของประชากรไม่เป็นลบทำให้ผลเฉลย (15) ต้องไม่อยู่ในรูปของไซน์ (sine) หรือโคไซน์ (cosine) ดังนั้นค่าของ λ จึงไม่เป็นจำนวนเชิงซ้อน จากสมการ (16) เมื่อพิจารณาพจน์ที่อยู่ในรากที่สอง เราพบว่าค่าของ λ เป็นจำนวนจริงก็ต่อเมื่อ $v \geq 2$ หรือกล่าวได้ว่าอัตราเร็วเคลื่อนที่น้อยสุดที่ก่อให้เกิดผลเฉลยแบบคลื่นเคลื่อนที่ คือ $v_{\min} = 2$ ถ้าแปลงค่าให้อยู่ในหน่วยจริงแล้วเราได้

$$v \geq v_{\min} = 2\sqrt{\gamma D} \quad (17)$$

สำหรับในกรณีที่ฟังก์ชันปฏิกิริยา $f(u)$ อยู่ในรูปทั่วไปและมีคุณสมบัติตามที่เสนอโดย KPP แล้ว สมการ (13) กลายเป็น

$$\phi'' + v\phi' + f(\phi) = 0 \quad (18)$$

และเช่นเดียวกัน เราพิจารณาในกรณีพิเศษที่ความหนาแน่นของประชากรมีค่าน้อย ๆ $\phi \approx 0$ เมื่อกระจายอนุกรมเทเลอร์ (Taylor series expansion) รอบจุด 0 ไปจนถึงอันดับที่ 1 ของฟังก์ชันปฏิกิริยาแล้ว เราได้ $f(\phi) \approx f(0) + f'(0)\phi$ เนื่องจากที่จุดสมดุล $f(0) = 0$ ดังนั้นเราพบว่า $f(\phi) \approx f'(0)\phi$ เมื่อแทนพจน์นี้ลงในสมการ (18) เราได้

$$\phi'' + v\phi' + f'(0)\phi = 0 \quad (19)$$

เมื่อกำหนดให้ผลเฉลยของสมการ (19) มีรูปแบบเหมือนสมการ (15) เราได้ค่าของ λ คือ

$$\lambda^2 + v\lambda + f'(0) = 0 \Rightarrow \lambda = \frac{-v \pm \sqrt{v^2 - 4f'(0)}}{2} \tag{20}$$

และเช่นเดียวกัน เมื่อพิจารณาพจน์ที่อยู่ในรากที่สองของ (20) ค่าของ λ เป็นจำนวนจริงก็ต่อเมื่อ $v \geq 2\sqrt{f'(0)}$ หรือเรากล่าวได้ว่าอัตราเร็วคลื่นน้อยสุดที่ก่อให้เกิดผลเฉลยแบบคลื่นเคลื่อนที่ คือ $v_{\min} = 2\sqrt{f'(0)}$ และในกรณีของฟังก์ชันปฏิกิริยาลอจิสติก $f(u) = u(1-u)$ เราพบว่า $f'(0) = 1$ ซึ่งทำให้เราได้ $v_{\min} = 2$ ซึ่งเท่ากับในกรณีแรกที่กล่าวมา

จากการวิเคราะห์ที่ผ่านมาเราได้ผลเฉลยเมื่อความหนาแน่นของประชากรมีค่าน้อย ๆ นั่นคืออยู่ในช่วงเวลาแรกเท่านั้น ต่อมา Ablowitz และ Zeppetella (Ablowitz and Zeppetella, 1979) ได้พบผลเฉลยในกรณีทั่วไปของสมการ Fisher-KPP (13) โดยมีรูปแบบคือ $\phi(z) = (1 + ae^{bz})^{-s}$ โดยที่ a b และ s เป็นค่าคงที่ จากการแทนผลเฉลยนี้ลงในสมการ (13) เราได้ค่า $a = \sqrt{2} - 1$ $b = 1/\sqrt{6}$ และ $s = 2$ ยิ่งไปกว่านั้นผลเฉลยนี้ให้อัตราเร็วคลื่น $v = 5/\sqrt{6} \approx 2.04$ (Murray, 2002) ดังนั้นเราสรุปผลเฉลยของสมการ Fisher-KPP (13) ในกรณีพิเศษนี้คือ

$$\phi(z) = \phi(x, t) = \left[1 + (\sqrt{2} - 1)e^{\left(x - \frac{5}{\sqrt{6}}t\right)/\sqrt{6}} \right]^{-2} \tag{21}$$

กราฟของ (21) แสดงในรูปที่ 1 โดยที่เวลาเริ่มต้น $t = 0$ เราจะเห็นได้ว่า $\phi(x, 0)$ นี้มีรูปร่างใกล้เคียงกับฟังก์ชันขั้นบันไดของเฮฟวีไซด์ในสมการ (6)

ต่อไปเราพิจารณาผลเฉลยของสมการขยาย Fisher-KPP โดยในระบบไร้หน่วยนี้ สมการ (9) เขียนได้เป็น

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left(u^p \frac{\partial u}{\partial x} \right) + u(1-u^p) \tag{22}$$

เมื่อแทนผลเฉลยแบบคลื่น (12) ลงใน (22) เราได้

$$\frac{d}{dz} \left(\phi^p \frac{d\phi}{dz} \right) + v \frac{d\phi}{dz} + \phi(1-\phi^p) = 0 \tag{23}$$

จากการนิยามตัวแปรใหม่ คือ $\phi^{p-1} d\phi / dz = \Phi(\phi)$ และตามด้วยการใช้กฎลูกโซ่ เราได้ $d\Phi / dz = (d\Phi / d\phi)(d\phi / dz) = (\Phi / \phi^{p-1})(d\Phi / d\phi)$ จากนั้นแทนพจน์เหล่านี้ลงใน (23) จากการคำนวณเราได้

$$\Phi \left(\phi \frac{d\Phi}{d\phi} + \Phi + v \right) + \phi^p (1 - \phi^p) = 0 \tag{24}$$

เรากำหนดให้ผลเฉลยของสมการ (24) อยู่ในรูปของ

$$\Phi(\phi) = \alpha(1 - \phi^p) \quad (25)$$

โดยที่ α เป็นพารามิเตอร์ที่จะถูกคำนวณภายหลัง เมื่อแทน (25) ลงใน (24) แล้วเราได้

$$\alpha[v + \alpha - \alpha(p+1)\phi^p] + \phi^p = 0 \quad (26)$$

โดยการเทียบสัมประสิทธิ์ เราพบว่า

$$\begin{aligned} \alpha(v + \alpha) &= 0 \\ -\alpha^2(p+1) + 1 &= 0 \end{aligned} \quad (27)$$

จากการแก้สมการ (27) เราได้

$$v = -\alpha; \quad \alpha = \pm \frac{1}{\sqrt{p+1}} \quad (28)$$

ในที่นี้เราสนใจคลื่นที่เคลื่อนที่ไปทางขวามือ ($v \geq 0$) ดังนั้นเราจึงเลือกค่า $\alpha = -(1/\sqrt{p+1})$ ที่ทำให้อัตราเร็วคลื่น v มีค่าเป็นบวก เมื่อแทนค่าต่าง ๆ ลงในสมการ (25) เราได้

$$\Phi(\phi) = \phi^{p-1} \frac{d\phi}{dz} = -\frac{1}{\sqrt{p+1}}(1 - \phi^p) \quad (29)$$

หลังจากจัดรูปสมการ (29) ใหม่แล้วเราได้

$$\frac{d}{dz} \phi^p = -\frac{p}{\sqrt{p+1}}(1 - \phi^p) \quad (30)$$

ถ้ากำหนดให้ $\psi = \phi^p$ แล้วเราพบว่าสมการ (30) กลายเป็น $(1 - \psi)^{-1} d\psi = -(p/\sqrt{p+1}) dz$ ซึ่งก็คือสมการเชิงอนุพันธ์สามัญอันดับ 1 เมื่ออินทิเกรตทั้งสองข้างเราได้ $\ln(1 - \psi) = (p/\sqrt{p+1})(z - z_0)$ โดยที่ z_0 คือ ค่าคงที่ของการอินทิเกรต และเมื่อจัดรูปแล้วเราได้ผลเฉลยของโพรไฟล์คลื่น คือ (Newman, 1983; Murray, 2002)

$$\phi(z) = \left\{ 1 - \exp\left[\frac{p}{\sqrt{p+1}}(z - z_0) \right] \right\}^{1/p} \quad (31)$$

เราสังเกตจากผลเฉลยว่าเมื่อ $z \rightarrow -\infty$ แล้ว $\phi(z) \rightarrow 1$ และเพื่อให้ค่าโพรไฟล์คลื่นของความหนาแน่นของประชากรเป็นลบหรือจำนวนเชิงซ้อนซึ่งไม่มีความหมายทางกายภาพ ดังนั้นพจน์ในวงเล็บปีกกาต้องไม่เป็นลบ กล่าวคือ $\exp\left[p(z - z_0)/\sqrt{p+1} \right] \leq 1$ จากการแก้สมการนี้เราพบว่า $z \leq z_0$ ดังนั้นเราจึงกำหนดให้ $\phi(z) = 0$ เมื่อ $z \geq z_0$ เราจะเห็นว่า z_0 นี้ก็คือ “ตำแหน่งขอบสุดของการแพร่ขยาย” ที่แสดงให้เห็นว่าในแบบจำลองขยาย Fisher-KPP นี้ประชากรจะแพร่ขยายในบริเวณที่จำกัด ซึ่งในข้อนี้ต่างจากผลเฉลยของสมการ

Fisher-KPP แบบต้นฉบับที่ $\phi(z) \rightarrow 0$ เมื่อ $z \rightarrow \infty$ ซึ่งบ่งบอกว่าประชากรจะแพร่ขยายไปจนถึงระยะอนันต์ ซึ่งไม่สมจริงสำหรับประชากรเชิงชีวภาพที่ครอบคลุมพื้นที่ในบริเวณที่จำกัด ดังนั้นเราเรียกผลเฉลย (31) นี้ว่า “คลื่นเคลื่อนที่กระชับ” (compact traveling wave)

ถึงแม้ว่าผลเฉลยแบบคลื่นเคลื่อนที่ของสมการ Fisher-KPP ได้ถูกค้นพบมาแล้วกว่า 70 ปี (Fisher, 1937) และผลเฉลยของสมการขยาย Fisher-KPP ก็เช่นกันได้ถูกค้นพบมาแล้วกว่า 30 ปี (Newman, 1980; Newman, 1983) แต่ผลเฉลยชัดแจ้ง (explicit solution) ในตัวแปร x และ t (ที่ไม่ใช่ในตัวแปรคลื่น z) ของสมการเหล่านี้ยังไม่ค่อยเป็นที่เข้าใจ Barenblatt และ Zel'dovich (Barenblatt and Zel'dovich, 1972) ได้เสนอว่าผลเฉลยแบบคลื่นเคลื่อนที่นี้เป็นพฤติกรรมเชิงเส้นกำกับระหว่างกลาง (intermediate asymptotics) โดยเกิดจากการลู่เข้าของผลเฉลยชัดแจ้งรูปแบบหนึ่งเมื่อเวลาผ่านไปมาก ๆ $t \rightarrow \infty$ แต่ผลเฉลยชัดแจ้งที่ว่านี้ก็ยังไม่ถูกค้นพบ จนกระทั่งเมื่อไม่นานมานี้ ในปี ค.ศ. 2002 Rosenau (Rosenau, 2002) ได้ศึกษาสมการขยาย Fisher-KPP และเขาพบว่าสมการ (22) สามารถลดรูปจากสมการปฏิกิริยาการแพร่ให้กลายเป็นสมการการแพร่ล้วน ๆ โดยการแปลงตัวแปรใหม่ดังนี้

$$u(x, t) = e^t e^{-x/m} w(x, t); \quad \tau(t) = \frac{1}{m-1} (e^{(m-1)t} - 1); \quad R(x) = e^{2x}; \quad m = p+1 > 1 \quad (32)$$

(ในกรณีนี้ตัวแปร x แปลงจากหน่วยจริง คือ $x\sqrt{m\gamma/D_0}$) เมื่อแทนตัวแปรทั้งหมดใน (32) ลงใน (22) เราได้

$$\frac{\partial w}{\partial \tau} = 4R^{(3m+1)/2m} \frac{\partial^2 w}{\partial R^2} \quad (33)$$

ถึงแม้ปัญหาจะลดรูปลงกลายเป็นสมการ (33) แต่สมการนี้ยังไม่มีผลเฉลย ในกรณีที่ $p=1$ ($m=2$) Rosenau (Rosenau, 2002) พบว่าผลเฉลยแบบคลื่นเคลื่อนที่ที่เกิดจากผลเฉลยชัดแจ้งในรูปแบบหนึ่ง เขาได้นำเสนอผลเฉลยนั้น คือ

$$u(x, t) = \frac{e^t}{\tau+1} \left[1 - \frac{R^{1/4}}{(\tau+1)^{1/2}} \right] \quad (34)$$

โดยที่ $\tau = e^t - 1$ ซึ่งผลเฉลย (34) นี้ก็คือ $u(x, t) = \left(1 - \exp \frac{x}{2} / \exp \frac{t}{2} \right) = 1 - \exp \frac{x-t}{2}$ ซึ่งที่จริงแล้ว

เป็นคลื่นเคลื่อนที่ที่มีอัตราเร็ว $v_{\min} = 1$ ($\sqrt{D\gamma/2}$ ในหน่วยจริง) เหมือนผลเฉลยของ Newman (Newman, 1980) นั่นเอง แต่ผลเฉลยของ Rosenau (Rosenau, 2002) นี้ทำให้เราเข้าใจกระบวนการเกิดคลื่นในระบบนี้ ยิ่งขึ้น ต่อมาในปี ค.ศ. 2004 Harris (Harris, 2004) ได้ศึกษาในกรณีเดียวกันกับ Rosenau (Rosenau, 2002) และพบผลเฉลยชัดแจ้งในรูปทั่วไปมากขึ้น คือ

$$u(x,t) = \frac{e^t}{\tau + c_1} \left[1 - \frac{c_2 R^{1/4}}{(\tau + c_1)^{1/2}} \right] = \frac{e^t}{e^t - 1 + c_1} \left[1 - \frac{c_2 e^{x/2}}{(e^t - 1 + c_1)^{1/2}} \right] \quad (35)$$

โดยที่ c_1 และ c_2 เป็นค่าคงที่ และเมื่อ $t \rightarrow \infty$ เราพบว่า $u(x,t)$ เข้าสู่คลื่นเคลื่อนที่ $\phi(x-t) = 1 - c_2 \exp \frac{x-t}{2}$ ซึ่งสอดคล้องกับผลเฉลยของ Newman (Newman, 1980) และ Rosenau (Rosenau, 2002) และล่าสุดในขณะที่กำลังเขียนบทความนี้ ผู้เขียนและผู้ร่วมงาน (Ngamsaad and Khompungson, 2012) ได้ปรับปรุงการแปลงของ Rosenau (Rosenau, 2002) เพื่อที่จะทำให้สมการลดรูป (33) หาผลเฉลยได้ โดยเรากำหนดตัวแปรใหม่ดังนี้ คือ

$$u(x,t) = e^t e^{x/m} w(x,t); \quad \tau(t) = \frac{1}{m-1} (e^{(m-1)t} - 1); \quad R(x) = e^{(m+1)x/m}; \quad m = p+1 > 1 \quad (36)$$

เมื่อแทน (36) ลงใน (22) เราได้

$$\frac{\partial w}{\partial \tau} = \left(\frac{m+1}{m} \right)^2 \frac{\partial}{\partial R} \left(R^{(3m+1)/2m} \frac{\partial w}{\partial R} \right) \quad (37)$$

ซึ่งสมการ (37) นี้รู้จักกันในนาม “สมการการแพร่ผิดปกติ” (anomalous diffusion) ซึ่งผลเฉลยของสมการนี้ได้ถูกวิเคราะห์แล้วโดย Tsallis และ Lenzi (Tsallis and Lenzi, 2002) ดังนั้นเราขอสรุปผลเฉลยแบบชัดแจ้งสำหรับสมการขยาย Fisher-KPP (22) ที่ถูกค้นพบใหม่นี้ คือ

$$u(x,t) = \frac{e^t}{(e^{pt} - 1 + c_1)^{1/p}} \left[1 - c_2 \left(\frac{e^{px}}{e^{pt} - 1 + c_1} \right)^{1/(p+1)} \right]^{1/p} \quad (38)$$

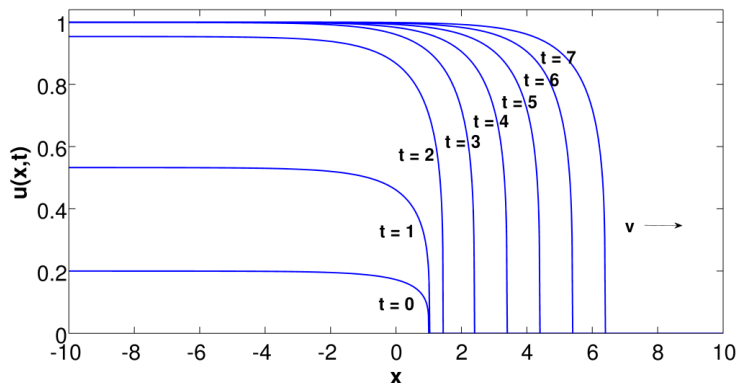
โดยเราจะเห็นว่าเมื่อ $t \rightarrow \infty$ ผลเฉลยนี้เข้าสู่คำตอบที่เป็นคลื่นเคลื่อนที่ที่กระชับ

$$\phi(x-t) = \left[1 - c_2 e^{p(x-t)/(p+1)} \right]^{1/p} \quad (39)$$

โดยที่อัตราเร็วคลื่นเท่ากับ $v_{\min} = 1 (\sqrt{D\gamma/(p+1)})$ ในหน่วยจริง (Ngamsaad and Khompungson, 2012) ซึ่งสอดคล้องกับผลเฉลยที่ค้นพบโดย Newman (Newman, 1983) เราสังเกตจากผลเฉลยว่าเมื่อ $z \rightarrow -\infty$ แล้ว $\phi(z) \rightarrow 1$ และเช่นเดียวกันเรากำหนดให้ $\phi(z) = 0$ เมื่อ $z \geq z_0$ เพื่อไม่ให้ค่าโพสิทีฟคลื่นของความหนาแน่นของประชากรไม่มีความหมายทางกายภาพ เมื่อคำนวณตำแหน่งขอบสุดของการแพร่ขยายจากเงื่อนไข $\phi(z_0) = 0$ เราได้ $z_0 = t - (p+1) \ln c_2 / p$ นอกจากนี้จากสมการ (38) เราจะเห็นว่าระบบพัฒนาจากความหนาแน่นของประชากรเริ่มต้นในรูปแบบเฉพาะ คือ

$$u_0(x) = u_0(x, 0) = \frac{1}{(c_1)^{1/p}} \left[1 - c_2 \left(\frac{e^{px}}{c_1} \right)^{1/(p+1)} \right]^{1/p} \tag{40}$$

ซึ่งจะเข้าสู่ผลเฉลยที่เป็นคลื่นเคลื่อนที่ตามสมการ (39) เมื่อเวลาผ่านไปมาก ๆ $t \rightarrow \infty$ กระบวนการเข้าสู่คลื่นเคลื่อนที่จากผลเฉลยชดเชยนี้สอดคล้องกับพฤติกรรมเชิงเส้นกำกับระหว่างกลาง ดังที่ได้อธิบายโดย Barenblatt และ Zel'dovich (Barenblatt and Zel'dovich, 1972) จากเงื่อนไขเริ่มต้นนี้ทำให้เราสามารถคำนวณค่า $c_1^{-1/p} = \lim_{x \rightarrow -\infty} u_0(x) \equiv \rho$ และ $c_2 = (c_1 e^{-px_0})^{1/(p+1)}$ โดยที่ x_0 เป็นตำแหน่งขอบสุดเริ่มต้น ผลเฉลย (38) นี้ถูกสาธิตในรูปที่ 2 โดยเราจะเห็นว่าระบบเริ่มจากความหนาแน่นของประชากรเริ่มต้นที่เวลา $t = 0$ ตามสมการ (40) จากนั้นความหนาแน่นของประชากรเพิ่มขึ้นและแพร่ขยายออกไปทางขวามือ ในบริเวณที่ห่างจากขอบสุดของการแพร่ขยายมาก ๆ $x \ll z_0$ เมื่อเวลาผ่านไปจนถึงเวลาหนึ่งความหนาแน่นของประชากรถึงจุดอิ่มตัว $u_s = 1$ และหลังจากนั้นความหนาแน่นของประชากรจะเริ่มแพร่ขยายแบบคลื่นเคลื่อนที่เมื่อเวลามาก ๆ $t \rightarrow \infty$ ด้วยอัตราเร็วที่คงที่ ดังที่ได้อธิบายผ่านมา



รูปที่ 2 กราฟแสดงผลเฉลยจากสมการ (38) ในกรณีที่ $p = 4$ $\rho = 0.2$ และ $x_0 = 1$ โดยโพรไฟล์ของความหนาแน่นของประชากรเริ่มต้นที่ $t = 0$ เป็นไปตามสมการ (40) และจะเริ่มแพร่ขยายแบบคลื่นเคลื่อนที่ด้วยอัตราเร็วคงที่ v เมื่อเวลาผ่านไปมาก ๆ $t \rightarrow \infty$

ผลเฉลยแบบคลื่นเคลื่อนที่นี้ได้รับการยืนยันจากการทดลองที่ได้ศึกษาการก่อรูปแบบของโคโลนีของประชากรแบคทีเรียในจานเลี้ยงเชื้อ (Kawasaki et al., 1997; Ben-Jacob et al., 2000) ซึ่งระบบนี้สามารถอธิบายได้ด้วยสมการ (22) โดยพวกเขาพบว่าโคโลนีของแบคทีเรียมีการแพร่ขยายแบบคลื่นเคลื่อนที่ในแนวรัศมี โดยมีอัตราเร็วของการขยายโคโลนีคงที่ (Kawasaki et al., 1997) ซึ่งสอดคล้องกับทฤษฎีที่เราได้กล่าวมา แต่อย่างไรก็ตามการทดลองที่วัดปริมาณทางกายภาพอื่น ๆ เพื่อนำมาเปรียบเทียบกับทฤษฎีนั้นยังคงทำได้ยาก โดยเฉพาะการวัดความหนาแน่นของประชากรตามตำแหน่งและเวลา

สรุป

ในบทความนี้เราได้ศึกษาการแพร่ขยายแบบคลื่นเคลื่อนที่ของความหนาแน่นของประชากรเชิงชีวภาพที่ถูกรักษาผ่านสมการ Fisher-KPP และสมการขยาย Fisher-KPP แม้ถึงว่าผลเฉลยของสมการ Fisher-KPP และสมการขยาย Fisher-KPP ที่แสดงถึงการก่อเกิดคลื่นของการแพร่ขยายของความหนาแน่นของประชากรเป็นที่เข้าใจกันอย่างดีแล้ว แต่สมการขยาย Fisher-KPP ที่อยู่ในรูปทั่วไปยิ่งขึ้น กล่าวคือ

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left(u^p \frac{\partial u}{\partial x} \right) + u^q - u^r$$

โดยที่ p , q และ r เป็นจำนวนจริง ยังไม่มีผลเฉลยชัดเจน ดังนั้นการศึกษาวิจัยในสมการนี้ยังเป็นสิ่งที่น่าสนใจและท้าทายอย่างยิ่ง

เอกสารอ้างอิง

- Ablowitz, M. J. and Zeppetella, A. (1979). Explicit solutions of Fisher's equation for a special wave speed. *Bull. Math. Biol.* 41(6): 835-840.
- Barenblatt, G. and Zel'dovich, Y. B. (1972). Self-similar solutions as intermediate asymptotics. *Annu. Rev. Fluid Mech.* 4(1): 285-312.
- Ben-Jacob, E., Cohen, I. and Levine, H. (2000). Cooperative self-organization of microorganisms. *Adv. Phys.* 49(4): 395-554.
- Fisher, R. A. (1937). The wave of advance of advantageous genes. *Ann. Eugenics.* 7(4): 355-369.
- Gurney, W. and Nisbet, R. (1975). The regulation of inhomogeneous populations. *J. Theor. Biol.* 52(2): 441-457.
- Gurtin, M. E. and MacCamy, R. C. (1977). On the diffusion of biological populations. *Math. Biosci.* 33(1-2): 35-49.
- Harris, S. (2004). Fisher equation with density-dependent diffusion: special solutions. *J. Phys. A: Math. Gen.* 37: 6267.
- Kawasaki, K., Mochizuki, A., Matsushita, M., Umeda, T. and Shigesada, N. (1997). Modeling spatio-temporal patterns generated by *Bacillus subtilis*. *J. Theor. Biol.* 188(2): 177-185.
- Murray, J. D. (2002). *Mathematical biology*. 3rd. New York: Springer-Verlag.
- Newman, W. I. (1980). Some exact solutions to a non-linear diffusion problem in population genetics and combustion. *J. Theor. Biol.* 85(2): 325-334.
- Newman, W. I. (1983). The long-time behavior of the solution to a non-linear diffusion problem in population genetics and combustion. *J. Theor. Biol.* 104(4): 473-484.
- Ngamsaad, W. and Khompungson, K. (2012). Some exact self-similar solutions to a density-dependent reaction-diffusion model. *Arxiv preprint arXiv: 1204-1267*.
- Rosenau, P. (2002). Reaction and concentration dependent diffusion model. *Phys. Rev. Lett.* 88(19): 194501.
- Tsallis, C. and Lenzi, E. (2002). Anomalous diffusion: nonlinear fractional Fokker-Planck equation. *Chem. Phys.* 284(1-2): 341-347.

