

предельных точек последовательности  $\{\delta_{x_n}\}$ . Этим же свойством будет обладать факторокрестность  $O_\beta = U_\beta + \mathbf{E}_0^\perp$ . Таким образом, окрестность  $O_{\beta_0} = \pi(O_\beta)$  не содержит предельных точек последовательности  $\{\delta_{x_n}\}$  в сопряженном пространстве  $\mathbf{E}_0^*$ . Однако это противоречит равенству  $\lim_{n \rightarrow \infty} \delta_{x_n}(f) = \lim_{n \rightarrow \infty} f(x_n) = \beta_0(f)$  при всех  $f \in \mathbf{E}_0$ , из которого следует, что функционал  $\beta_0 \in \mathbf{E}_0^*$  является предельной точкой последовательности  $\{\delta_{x_n}\}$ . Поэтому функционал  $\beta$  принадлежит пересечению носителей  $\text{supp } \alpha_+ \cap \text{supp } \alpha_-$  и, значит, в силу леммы 3 функционал  $\alpha$  не является опорным. Теорема доказана.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Леонтьев А.Ф. Ряды экспонент. М.: Наука, 1976.
2. Ахиезер Н.И. Лекции по теории аппроксимаций. М.: Наука, 1965.
3. Clarkson J.A., Erdos P. Approximation by polynomials // Duke. Math. J. 1943. **10**. 5–11.
4. Поллиа Г., Сеге Г. Задачи и теоремы из анализа. Т. I. М.: Наука, 1978.
5. Данфорд Н., Шварц Дж. Линейные операторы. Т. I. М.: ИЛ, 1962.
6. Phelps R. Chebyshev subspace of finite codimension in  $C(X)$  // Pacif. J. Math. 1963. **13**, N 2. 647–655.
7. Дэй М. Нормированные линейные пространства. М.: ИЛ, 1961.
8. Поллиа Г., Сеге Г. Задачи и теоремы из анализа. Т. II. М.: Наука, 1978.
9. Райков Д.А. Векторные пространства. М.: ГИФМЛ, 1962.

Поступила в редакцию  
05.05.2023

УДК 517.968.722

## О РЕШЕНИИ УРАВНЕНИЯ КОЛМОГОРОВА–ФЕЛЛЕРА, ВОЗНИКАЮЩЕГО В МОДЕЛИ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

О. С. Розанова<sup>1</sup>

Рассмотрено уравнение Колмогорова–Феллера, описывающее плотность марковского процесса на полуоси, возникающего в важных задачах биологии. Этот процесс состоит из случайных скачков, распределенных согласно закону Лапласа, и детерминированной реверсии к нулю. Показано, что функция Грина для такого уравнения может быть найдена в виде ряда, а при некоторых соотношениях параметров и в явном виде. Это позволяет отыскать в явном виде решения уравнения Колмогорова–Феллера при многих начальных данных.

*Ключевые слова:* плотность вероятности, экспрессия генов, уравнение Колмогорова–Феллера, фундаментальное решение, точное решение.

The Kolmogorov–Feller equation for the probability density of a Markov process on a half-axis, which arises in important problems of biology, is considered. This process consists of random jumps distributed according to Laplace’s law and a deterministic return to zero. It is shown that the Green’s function for such an equation can be found both in the form of a series and in explicit form for some ratios of the parameters. This allows one to find explicit solutions to the Kolmogorov–Feller equation for many initial data.

*Key words:* probability density, gene expression, Kolmogorov–Feller equation, fundamental solution, exact solution.

DOI: 10.55959/MSU0579-9368-1-64-6-3

**Введение и постановка задачи.** В клетках всех живых организмов содержатся три основные макромолекулы: ДНК, мРНК и белки. Матричная рибонуклеиновая кислота (мРНК) содержит

<sup>1</sup>Розанова Ольга Сергеевна — доктор физ.-мат. наук, проф. каф. дифференциальных уравнений мех.-мат. ф-та МГУ, e-mail: olga.rozanova@math.msu.ru.

Rozanova Olga Sergeevna — Doctor of Physical and Mathematical Sciences, Professor, Lomonosov Moscow State University, Faculty of Mechanics and Mathematics, Chair of Differential Equations.

информацию о первичной структуре (аминокислотной последовательности) белков и играет важную роль в экспрессии генов. Она синтезируется на основе ДНК в ходе транскрипции, после чего в свою очередь используется в ходе трансляции как матрица для синтеза белков. Экспрессия генов, т.е. процесс передачи информации от мРНК к белкам, состоящий из ряда биохимических реакций, которые происходят внутри живых клеток случайным образом, изучалась с экспериментальной и теоретической точек зрения на протяжении уже полувека. Однако простейшая математическая модель распределения белка в популяции клеток в зависимости от концентрации белка внутри конкретной клетки, считающаяся сегодня общепринятой и подтвержденной экспериментально, была введена только в 2006 г. в работе [1]. Она предполагает стохастический скачкообразный характер экспрессии генов по экспоненциальному закону, сопровождающийся непрерывной детерминированной деградацией (реверсией к нулю), а именно белок вырабатывается скачками, при которых молекула мРНК транслируется в несколько молекул белка прежде чем распасться. Время жизни мРНК считается малым в сравнении со временем жизни молекулы белка, производство белков происходит при случайных экспоненциально распределенных некоррелированных событиях.

Плотность вероятности  $P(t, x) \geq 0$  такого марковского процесса описывается следующим интегродифференциальным уравнением [1]:

$$\frac{\partial}{\partial t} P(t, x) = \frac{\partial}{\partial x} (\beta x P(t, x)) + \lambda \left( k \int_0^x P(t, z) e^{-k(x-z)} dz - P(t, x) \right), \quad 0 \leq z \leq x, t \geq 0, \quad (1)$$

где  $\lim_{x \rightarrow 0} xP(t, x) = 0$ , а  $\beta, \lambda, k$  — положительные константы. Это обобщение уравнения Фоккера–Планка–Колмогорова, которое иногда называют уравнением Колмогорова–Феллера. В биологической интерпретации переменная  $x$  соответствует концентрации белка внутри конкретной клетки,  $\beta$  — скорость деградации белка,  $\lambda$  — скорость транскрипции ДНК в мРНК,  $k$  — отношение скорости деградации мРНК к скорости трансляции мРНК в молекулы белка. Константы  $\alpha = \frac{\lambda}{\beta}$  и  $k$  являются основными параметрами, характеризующими производство белка.

Существует очень большое число работ, в которых модель [1] обобщается (например, [2, 3] и содержащиеся там ссылки), однако исследование решений уравнения (1) ограничивается стационарными решениями и асимптотикой решений при больших  $x$ . Динамика решения во времени, как правило, исследуется только численно. В настоящей работе мы хотим показать, что функция Грина  $\mathcal{G}(t, x, y)$  задачи Коши, т.е. решение уравнения (1) с начальными условиями

$$P|_{t=0} = \delta(x - y), \quad x \geq 0, 0 \leq y \leq x, \quad (2)$$

может быть найдена аналитически в виде ряда, а при некоторых соотношениях между параметрами и в виде конечной суммы. Это позволяет найти решение задачи Коши при любых интегрируемых на полуоси и ограниченных начальных условиях

$$P|_{t=0} = \phi(x) \geq 0, \quad \int_{\mathbb{R}_+} \phi dx = 1$$

как

$$P(t, x) = \int_0^\infty \mathcal{G}(t, x, y) \phi(y) dy, \quad (3)$$

что представляет собой для некоторых типов начальных данных явную формулу. Для обеспечения классической гладкости решения нужно требовать  $\phi \in C^1(\overline{\mathbb{R}_+})$ .

### Нахождение функции Грина.

**Теорема. 1.** При произвольных  $\alpha = \frac{\lambda}{\beta} > 0$  решение задачи (1), (2) имеет вид ряда, состоящего из суммы сингулярной  $\mathcal{G}_{\text{sing}}$  и регулярной  $\mathcal{G}_{\text{reg}}$  компонент:

$$\mathcal{G}(t, x, y) = e^{-\alpha\beta t} \delta(\bar{x}) + e^{-k\bar{x}} \sum_{i=1}^{\infty} C_\alpha^i (e^{-\beta t} - 1)^i \sum_{s=1}^i C_i^s \frac{(-1)^s}{(s-1)!} k^s \bar{x}^{s-1}, \quad i, s \in \mathbb{N}, \quad s \leq i, \quad (4)$$

где  $\bar{x} = x - ye^{-\beta t} \geq 0$ ,  $\delta(x)$  — дельта-функция Дирака, а  $C_\alpha^i, C_i^s$  — биномиальные коэффициенты, ряд сходится при каждом  $\bar{x}$ .

2. При  $\alpha = n \in \mathbb{N}$  сумма (4) конечна.

**Доказательство.** 1. Применив преобразование Лапласа  $x \rightarrow w$  к уравнению (1) и начальным данным (2), получим задачу Коши для  $\mathcal{L}\{P\} = \mathcal{L}\{P\}(t, w, y)$

$$\frac{\partial}{\partial t} \mathcal{L}\{P\} + \beta w \frac{\partial}{\partial w} \mathcal{L}\{P\} + \frac{\lambda k}{w+k} \mathcal{L}\{P\} = 0, \quad \mathcal{L}\{P\}|_{t=0} = \Theta(y)e^{-wy},$$

решение которой имеет вид

$$\mathcal{L}\{P\}(t, w, y) = \mathcal{L}\{\mathcal{G}\}(t, w, y) = \left(\frac{we^{-\beta t} + k}{w+k}\right)^\alpha e^{-ywe^{-\beta t}}.$$

Заметим, что  $\frac{we^{-\beta t} + k}{w+k} = 1 + W$ , где  $W = \frac{w(e^{-\beta t} - 1)}{w+k}$ ,  $|W| < 1$ ,  $\text{Re } w \geq 0$ . Тогда, раскладывая  $\left(\frac{we^{-\beta t} + k}{w+k}\right)^\alpha$  в сходящийся биномиальный ряд и применяя обратное преобразование Лапласа, получим

$$\mathcal{G}(t, x, y) = \sum_{i=0}^{\infty} C_\alpha^i (e^{-\beta t} - 1)^i \mathcal{L}^{-1} \left\{ \left(\frac{w}{w+k}\right)^i \right\} (t, \bar{x}). \tag{5}$$

Пользуясь свойствами преобразования Лапласа, находим, что при  $i \geq 1$

$$\mathcal{L}^{-1} \left\{ \left(\frac{w}{w+k}\right)^i \right\} (t, \bar{x}) = \mathcal{L}^{-1} \left\{ \left(1 - \frac{k}{w+k}\right)^i \right\} (t, \bar{x}) = \delta(\bar{x}) + \sum_{s=1}^i (-1)^s C_i^s \Psi_s(\bar{x}), \tag{6}$$

где

$$\Psi_s(\bar{x}) = \frac{1}{(s-1)!} k^s \bar{x}^{s-1} e^{-k\bar{x}}, \quad s \in \mathbb{N}.$$

Подставляя (6) в (5) и замечая, что  $1 + \sum_{i=1}^{\infty} C_\alpha^i (e^{-\beta t} - 1)^i = e^{-\alpha\beta t}$ , получаем представление решения в виде сходящегося (по признаку Даламбера) при каждом  $\bar{x} \in \mathbb{R}_+$  ряда (4) в виде суммы сингулярной  $\mathcal{G}_{\text{sing}} = e^{-\alpha\beta t} \delta(\bar{x})$  и регулярной  $\mathcal{G}_{\text{reg}}(\bar{x})$  компонент.

2. Конечность суммы для  $\alpha = n \in \mathbb{N}$  вытекает из конечности числа членов в биномиальном разложении.

Теорема доказана.

**Замечания.** 1. Мы видим, что функция Грина содержит сингулярную компоненту  $\mathcal{G}_{\text{sing}}$  при всех  $t > 0$ , однако ее амплитуда  $e^{-\alpha\beta t} \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ .

2. Регулярная компонента  $\mathcal{G}_{\text{reg}}$  стремится при  $t \rightarrow \infty$  к плотности вероятности гамма-распределения:

$$\mathcal{G}_{\text{st}}(x) = e^{-kx} \sum_{i=1}^{\infty} C_\alpha^i (-1)^i \sum_{s=1}^i C_i^s \frac{(-1)^s}{(s-1)!} k^s x^{s-1} = \frac{k^\alpha x^{\alpha-1} e^{-kx}}{\Gamma(\alpha)}, \quad i, s \in \mathbb{N}, \quad s \leq i, \quad x \geq 0,$$

где  $\Gamma(\alpha)$  — гамма-функция Эйлера. Стационарное решение уравнения (1) вида  $\mathcal{G}_{\text{st}}(x)$  было получено уже в работе [1]. Его максимум при  $\alpha \leq 1$  находится в начале координат, а при  $\alpha > 1$  — в точке  $x = \frac{\alpha-1}{k}$ . Это экспериментально подтвержденный результат.

3. Отметим, что все преобразования были проделаны формально, однако после того как был получен явный вид функции Грина, мы видим из (3), что при наложенных выше условиях на начальные данные  $P(t, x)$  является абсолютно интегрируемой на полуоси функцией (по причине присутствия множителя  $e^{-kx}$ ), поэтому преобразование Лапласа определено при  $\text{Re } w \geq 0$ . Обратное преобразование Лапласа также определено.

**Примеры.** Для некоторых достаточно широких классов начальных данных при  $\alpha = n \in \mathbb{N}$  возможно представление решения задачи Коши в виде явной формулы. Это, например,  $\phi(x) = A_1 x^{a_1} e^{-b_1 x}$ ,  $\phi(x) = A_2 x^{a_2} e^{-b_2 x^2}$ , где  $A_1, A_2, a_1, a_2, b_1, b_2$  — положительные константы, подобранные

так, чтобы обеспечить равенство единице интеграла по полуоси, а также кусочно-постоянные или кусочно-полиномиальные начальные данные. Отметим, что разрывы начальных условий не сглаживаются, как в случае уравнения теплопроводности, но продолжают присутствовать при всех  $t > 0$ , однако их амплитуда стремится к нулю при  $t \rightarrow \infty$ . Это происходит в силу гиперболичности уравнения (см. ниже). Поэтому для расширения класса начальных данных на кусочно-гладкие приходится использовать обобщенную формулировку решения уравнения (1).

Для больших  $n$  формулы могут быть достаточно громоздкими, но они легко могут быть получены при помощи пакетов компьютерной алгебры. Эти формулы предоставляют большой запас тестов для численных методов решения интегродифференциальных уравнений.

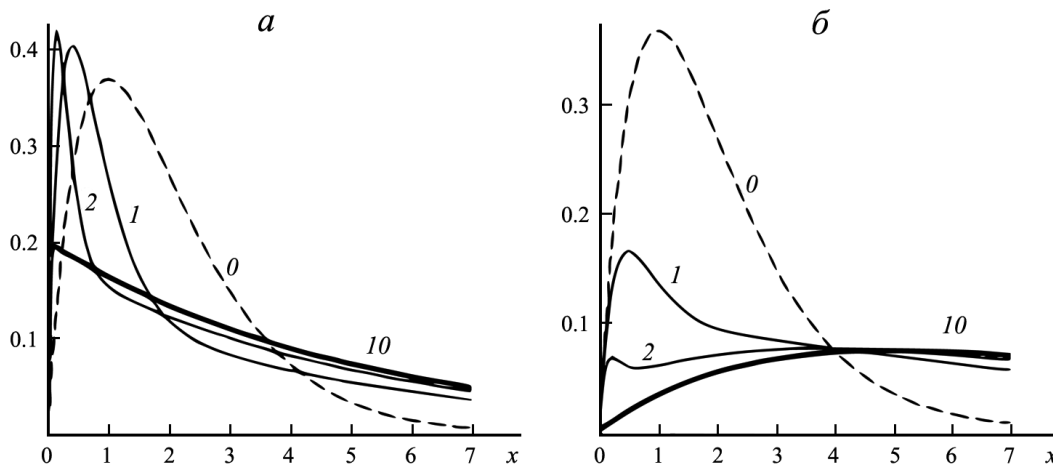
В качестве примеров, иллюстрирующих динамику плотности, мы рассмотрим случаи  $n = 1$  и  $n = 2$ , для которых соответствующие функции Грина  $\mathcal{G}_1$  и  $\mathcal{G}_2$  записываются достаточно коротко, а именно:

$$\mathcal{G}_1(t, \bar{x}) = (1 - e^{-\beta t})e^{-k\bar{x}} + e^{-\beta t}\delta(\bar{x}),$$

$$\mathcal{G}_2(t, \bar{x}) = (2ke^{-\beta t}(1 - e^{-\beta t}) + k^2(1 - e^{-\beta t})^2\bar{x})e^{-k\bar{x}} + e^{-2\beta t}\delta(\bar{x}).$$

Их предельное поведение значительно отличается:  $\mathcal{G}_{1st}$  имеет максимум в нуле, тогда как  $\mathcal{G}_{2st}$  — в точке  $x = \frac{1}{k} > 0$ .

В качестве начальных данных в обоих случаях выберем функцию  $\phi(x) = xe^{-x}$ . В этом случае интеграл (3) может быть элементарно вычислен. На рисунке, *a*, *б* показаны графики решения при различных временах для  $n = 1$  и  $n = 2$  соответственно. Мы видим, что при  $n = 1$  максимум плотности монотонно по времени стремится к началу координат, тогда как при  $n = 2$  максимум плотности сначала тоже стремится к началу координат, но затем у графика возникает конкурирующий максимум, который со временем стремится к максимуму стационарного решения, в то время как первый максимум исчезает.



Графики плотности в случае  $n = 1$  (*a*) и  $n = 2$  (*б*) для  $t = 0$  (пунктир);  $t = 1$ ,  $t = 2$  (сплошная тонкая линия),  $t = 10$  (сплошная толстая линия);  $k = 0.2$ ,  $\beta = 1$

**Обобщения и замечания.** В уравнении (1) использован самый простой вид функции плотности скачков  $p(z) = ke^{-kx}$ ,  $x \geq 0$ . Изначально он был выбран не только из соображений простоты, но и по причине соответствия экспериментальным данным. Однако если мы решаем чисто математическую задачу о нахождении функции Грина, а следовательно, и решений задачи Коши в явном виде, то мы можем рассмотреть в качестве ядра  $p(z)$  более широкие классы функций. Решение может быть получено в явном виде, если  $p(z)$  представляет собой решение линейного уравнения с постоянными коэффициентами любого порядка. Например, это может быть конечная сумма экспонент вида  $\frac{1}{j} \sum_{i=1}^j k_i e^{-k_i x}$ ,  $x \geq 0$ ,  $j \in \mathbb{N}$ .

Отметим, что способ нахождения функции Грина стандартный, однако то, что при обратном преобразовании Лапласа оказывается возможным получить явное выражение, — достаточно редкое явление.

Как показано в [2], при помощи замены  $Y(t, x) = \int_0^x P(t, x - z)e^{-kz} dz$  интегродифференциальное уравнение (1) может быть сведено к дифференциальному уравнению

$$\frac{\partial^2 Y}{\partial t \partial x} - \beta x \frac{\partial^2 Y}{\partial x^2} + k \frac{\partial Y}{\partial t} + (\lambda - \beta(kx + 1)) \frac{\partial Y}{\partial x} + k\beta Y = 0, \quad x \geq 0,$$

относящемуся к гиперболическому типу. Это и объясняет тот факт, что разрывы начальных данных не исчезают со временем, а распространяются по характеристикам. Характеристики имеют вид  $x(t) = x_0 e^{-\beta t}$ ,  $x_0 \geq 0$ , и  $t = \text{const}$ . Мы видим, что к “параболическому” семейству характеристик добавляется еще одно.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23–11–00056.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Friedman N., Cai L., Xie X.S.* Linking stochastic dynamics to population distribution: an analytical framework of gene expression // *Phys. Rev. Lett.* 2006. **97**(16). 168302.
2. *Huang G.R., Saakian D.B., Rozanova O.S., Yu J.L., Hu C.K.* Exact solution of master equation with Gaussian and compound Poisson noises // *J. Stat. Mech.: Theory and Experiment.* 2014. **11**. 11033.
3. *Bokes P.* Heavy-tailed distributions in a stochastic gene autoregulation model // *J. Stat. Mech.: Theory and Experiment.* 2021. **11**. 113403.

Поступила в редакцию  
21.05.2023

УДК 517.93

## О ТОЧНОЙ БЭРОВСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ ЛОКАЛЬНОЙ ЭНТРОПИИ ПАРАМЕТРИЧЕСКИХ СЕМЕЙСТВ ДИНАМИЧЕСКИХ СИСТЕМ

А. Н. Ветохин<sup>1</sup>

Рассматривается параметрическое семейство динамических систем, определенных на локально компактном метрическом пространстве и непрерывно зависящих от параметра из некоторого метрического пространства. Для любого такого семейства локальная энтропия входящих в него динамических систем изучается как функция параметра с точки зрения бэровской классификации функций.

*Ключевые слова:* динамическая система, локальная энтропия, бэровская классификация функций.

We consider a parametric family of dynamical systems defined on a locally compact metric space and continuously dependent on a parameter from some metric space. For any such family, the local entropy of the dynamical systems included in it is studied as a function of a parameter from the point of view of the Baire classification of functions.

*Key words:* dynamical systems, local entropy, Baire classification of functions.

DOI: 10.55959/MSU0579-9368-1-64-6-4

**Введение.** В качестве меры “массивности” компактного метрического пространства  $X$  А.Н. Колмогоров в статье [1] ввел понятие  $\varepsilon$ -емкости, которая определяется как максимальное число  $\varepsilon$ -различимых элементов в  $X$ . Используя это понятие, приведем определение локальной энтропии автономной динамической системы [2, с. 274].

<sup>1</sup> *Ветохин Александр Николаевич* — доктор физ.-мат. наук, доцент каф. дифференциальных уравнений мех.-мат. ф-та МГУ; проф. каф. ФН-1 “Высшая математика” МГТУ им. Н.Э. Баумана, e-mail: anveto27@yandex.ru.

*Vetokhin Alexander Nikolaevich* — Doctor of Physical and Mathematical Sciences, Associate Professor, Lomonosov Moscow State University, Faculty of Mechanics and Mathematics, Chair of Differential Equations; Professor, Bauman Moscow State Technical University, Chair of Higher Mathematics.