NAMANGAN DAVLAT UNIVERSITETI
ILMIY AXBOROTNOMASI, [2026-10]
ISSN:2181-1458
ISSN:2181-0427

01.00.00-FIZIKA-MATEMATIKA
journal.namdu.uz
PHYSICS AND MATHEMATICS

TARMOQLANISH JARAYONLARINING POPULYATSIYA GENETIKASIDAGI TATBIQI: STOXASTIK MODELLAR, MUTATSIYA VA ALLEL FIKSATSIYASI

Polvanov Rashid Raximjanovich
Associate Professor, Department of Mathematics, Namangan State University
ORCID: 0009-0004-3748-3939
E-mail: polvanovrashid@gmail.com
Khamidov Bekhruzbek Anvarjon o'g'li
Second-year Master's Student, Department of Mathematics, Namangan State University

Annotatsiya: *Annotatsiya Ushbu maqolada populyatsiya genetikasi jarayonlarini modellashtirishda tarmoqlanish jarayonlarining matematik imkoniyatlari tadqiq etiladi. Asosiy e'tibor Galton–Vatson jarayoni, ko'p tipli tarmoqlanish jarayonlari va uzluksiz vaqtli Markov tarmoqlanish modellarining genetik populyatsiyalarda allellarning ko'payishi, yo'qolishi, fiksatsiyasi va mutatsiyaga uchrashi bilan bog'liq stoxastik mexanizmlarni ifodalashdagi roliga qaratiladi. Bir tipli Galton–Vatson modeli orqali mutant allel kam sonli bo'lgan dastlabki bosqichda uning nasliy liniyasining omon qolish ehtimoli aniqlanadi. Hosil qiluvchi funksiyalar yordamida yo'qolib ketish ehtimolining asosiy funksional tenglamasi olinadi va kritik, subkritik hamda superkritik rejimlar o'rtasidagi farq matematik jihatdan asoslanadi. Bundan tashqari, ikki va undan ortiq allel turlarini hisobga oluvchi ko'p tipli tarmoqlanish modeli taklif etilib, mutatsiya matritsasi orqali genetik turlar o'rtasidagi o'tishlar formalashtiriladi. Perron–Frobenius nazariyasi yordamida populyatsiyaning uzoq muddatli o'sish sur'ati va dominant genetik tiplarni aniqlash imkoniyati ko'rsatiladi. Neytral evolyutsiya sharoitida fiksatsiya ehtimoli boshlang'ich allel chastotasi bilan bog'liqligi, tanlanish mavjud bo'lganda esa tarmoqlanish yondashuvi yordamida kam uchraydigan foydali mutatsiyaning dastlabki bosqichdagi omon qolish ehtimolini baholash mumkinligi ko'rsatiladi. Shuningdek, mutatsiya, genetik drift va tanlanishning o'zaro ta'sirini ifodalash uchun tarmoqlanish modeli bilan klassik populyatsion-genetik modellar o'rtasidagi metodologik bog'lanish muhokama qilinadi.*

Kalit so'zlar: *tarmoqlanish jarayoni, Galton–Vatson jarayoni, ko'p tipli tarmoqlanish, populyatsiya genetikasi, allel chastotasi, mutatsiya, genetik drift, fiksatsiya, tanlanish, hosil qiluvchi funksiya, Perron–Frobenius teoremasi, stoxastik modellashtirish.*

ПРИМЕНЕНИЕ ВЕТВЯЩИХСЯ ПРОЦЕССОВ В ПОПУЛЯЦИОННОЙ ГЕНЕТИКЕ: СТОХАСТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ, МУТАЦИЯ И ФИКСАЦИЯ АЛЛЕЛЕЙ

Аннотация: *Аннотация В данной статье исследуются математические возможности ветвящихся процессов для моделирования процессов популяционной генетики. Основное внимание уделяется роли процесса Белмана–Гальтона–Ватсона, многотипных ветвящихся процессов и ветвящихся моделей Марковского типа с непрерывным временем в описании стохастических механизмов, связанных с размножением, вымиранием, фиксацией и мутацией аллелей в генетических популяциях. С помощью однотипной модели Гальтона–Ватсона определяется вероятность выживания линии мутантного аллеля на начальной стадии, когда мутантный аллель присутствует в небольшом количестве копий. С использованием производящих функций выводится основное функциональное уравнение для вероятности вымирания, а математически обосновывается различие между критическим, субкритическим и сверхкритическим режимами.*

Ключевые слова: *ветвящийся процесс, процесс Гальтона–Ватсона, многотипный ветвящийся процесс, популяционная генетика, частота аллеля, мутация, генетический дрейф, фиксация, отбор, производящая функция, теорема Перрона–Фробениуса, стохастическое моделирование.*

APPLICATION OF BRANCHING PROCESSES IN POPULATION GENETICS: STOCHASTIC MODELS, MUTATION, AND ALLELE FIXATION

Abstract: *Abstract This paper investigates the mathematical potential of branching processes for modeling processes in population genetics. Particular attention is devoted to the role of the Galton–Watson process, multitype branching processes, and continuous-time Markov branching models in describing stochastic mechanisms associated with the reproduction, extinction, fixation, and mutation of alleles in genetic populations. Using the single-type Galton–Watson model, the probability of survival of a mutant allele lineage is determined at the initial stage when the mutant allele is present in a small number of copies. By means of generating*

functions, the fundamental functional equation for the extinction probability is derived, and the mathematical distinction between critical, subcritical, and supercritical regimes is established.

Keywords: *branching process, Galton–Watson process, multitype branching process, population genetics, allele frequency, mutation, genetic drift, fixation, selection, generating function, Perron–Frobenius theorem, stochastic modeling.*

1. Kirish

Populyatsiyalardagi genetik o‘zgarishlar ko‘plab tasodifiy omillarning birgalikdagi ta’siri natijasida shakllanadi. Individlarning nasl qoldirish soni, mutatsiyalarning yuzaga kelishi, genetik drift, tabiiy tanlanish va populyatsiya hajmining o‘zgarishi evolyutsion jarayonlarning stoxastik tabiatini belgilaydi. Shu sababli populyatsiya genetikasida deterministik differensial tenglamalar bilan bir qatorda ehtimollar nazariyasi va stoxastik jarayonlar nazariyasiga asoslangan modellar ham muhim ahamiyatga ega.

Tarmoqlanish jarayonlari dastlab populyatsiyaning avlodlar bo‘yicha rivojlanishini tasvirlash uchun ishlab chiqilgan bo‘lsa-da, keyinchalik ularning biologik qo‘llanilish sohasi sezilarli darajada kengaydi. Xususan, Galton–Vatson modeli kam uchraydigan mutant allelning dastlabki avlodlardagi taqdirini o‘rganishda tabiiy matematik vosita hisoblanadi. Tarixiy jihatdan Fisher mutant genning yo‘qolish ehtimolini o‘rganishda tarmoqlanish jarayonidan foydalangan, Haldane esa foydali mutatsiyaning fiksatsiyaga erishish ehtimoli bilan bog‘liq klassik natijalarni shakllantirgan.[6]

Tarmoqlanish modelining asosiy afzalligi shundaki, unda populyatsiyaning har bir vakili mustaqil ravishda tasodifiy miqdordagi avlod qoldiruvchi obyekt sifatida qaraladi. Natijada bitta mutant allelning avlodlari daraxtsimon struktura hosil qiladi. Bu yondashuv ayniqsa mutant nusxalarining soni populyatsiyaning umumiy hajmiga nisbatan juda kichik bo‘lgan davr uchun samaralidir. Zamonaviy tadqiqotlarda ham superkritik Galton–Vatson jarayonlari populyatsiya genetikasidagi foydali mutatsiyalarning omon qolishi va fiksatsiyasi bilan bog‘liq masalalarni tahlil qilishda qo‘llanmoqda.

Ushbu ishning maqsadi — tarmoqlanish jarayonlari yordamida genetik populyatsiyalarning stoxastik evolyutsiyasini yagona matematik yondashuv asosida tavsiflash va mutatsiya, tanlanish hamda genetik driftning allel taqdiriga ta’sirini formal ravishda ifodalashdir.

Adabiyotlar tahlili

Tarmoqlanish jarayonlarining populyatsiya genetikasida qo‘llanilishi klassik nazariy ishlardan boshlanadi. Fisherning «On the dominance ratio» maqolasida allel chastotasining tasodifiy o‘zgarishi va foydali mutatsiyaning hatto katta populyatsiyada ham yo‘qolib ketishi mumkinligi muhokama qilingan. Haldane esa tanlanish va mutatsiya ta’sirini matematik tahlil qilib, yangi paydo bo‘lgan allelning dastlabki nusxalari taqdirini baholash uchun tarmoqlanish yondashuvining ahamiyatini rivojlantirgan [5, 6]. Bu ishlar mutant allelning dastlabki bosqichdagi omon qolish ehtimolini uning o‘rtacha reproduktiv muvaffaqiyati bilan bog‘lashga asos yaratdi.

Tarmoqlanish jarayonlari nazariyasining matematik asoslari Harris, shuningdek Athreya va Ney asarlarida tizimli bayon qilingan. Ushbu manbalarda hosil qiluvchi funksiyalar, yo‘qolib ketish ehtimolining funksional tenglamasi hamda kritik, subkritik va superkritik rejimlar uchun asosiy natijalar keltiriladi [1, 2]. Kimmel va Axelrod tarmoqlanish modellarining biologik tizimlardagi qo‘llanishini keng yoritib, nasllanishning tasodifiyligi va populyatsiya liniyalarining yo‘qolishi kabi masalalarni umumiy biologik kontekstda ko‘rib chiqadi [3]. Mazkur nazariy natijalar maqolada bir tipli Galton–Vatson modelini tanlash va omon qolish ehtimolini hosil qiluvchi funksiya orqali ifodalash uchun metodologik tayanch bo‘lib xizmat qiladi.

Mutatsiyani bir nechta genetik tiplar orqali ifodalash masalasida Burden va Wei ko‘p tipli Galton–Vatson jarayoniga asoslangan populyatsion-genetik modelni ishlab chiqqan. Ularning natijalari neytral mutatsiyalar holatida diffuziya limitini, uzoq muddatli taqsimotni hamda genetik drift hukmron bo‘lgan bosqichdan mutatsiya ta’siri ustunlashadigan bosqichga o‘tishni tavsiflaydi [4]. Bürger esa superkritik Galton–Vatson jarayonlarida omon qolish ehtimoli uchun chegaralarni tahlil qilib, klassik Haldane yaqinlashuvining qo‘llanish doirasini zamonaviy populyatsion-genetik masalalar bilan bog‘laydi [5]. Bu tadqiqotlar ko‘p tipli modellar va omon qolish ehtimolining miqdoriy baholarini birgalikda o‘rganish zarurligini ko‘rsatadi.

Adabiyotlar tahlili shuni ko‘rsatadiki, tarmoqlanish yondashuvi, ayniqsa, mutant allel populyatsiyada juda kam uchraydigan dastlabki davrda samaralidir. Biroq klassik Galton–Vatson modelida individlarning reproduksiyasi mustaqil deb qaraladi va populyatsiya hajmi yuqoridan cheklanmaydi. Mutant allel chastotasi sezilarli darajaga yetganda, chekli populyatsiya, allellar o‘rtasidagi raqobat va chastotaga bog‘liq jarayonlarni hisobga oluvchi diffuziya yoki boshqa populyatsion-genetik modellar zarur bo‘lishi mumkin. Shu sababli tarmoqlanish jarayonini butun evolyutsion jarayonning universal modeli sifatida emas, balki dastlabki bosqichni tahlil qilishga mo‘ljallangan stoxastik yaqinlashuv sifatida talqin qilish lozim.

Mazkur maqolaning yo‘nalishi avvalgi natijalarni bir matematik bayon doirasida bog‘lashdan iborat: bir tipli model orqali allel liniyasining yo‘qolishi va omon qolishi, ko‘p tipli model orqali mutatsiyalararo o‘tishlar, spektral radius orqali uzoq muddatli o‘sish rejimi, uzluksiz vaqtli model orqali esa nasllanish va yo‘qolish tezliklari ko‘rib chiqiladi. Shuningdek, tarmoqlanish modeli bilan Gompertz tipidagi zichlikka bog‘liq deterministik tavsifning farqi ajratiladi. Demak, ishning asosiy hissasi mavjud nazariy natijalarni qiyosiy-metodologik tarzda birlashtirish va ularning qaysi sharoitlarda qo‘llanishini aniqlashtirishdan iborat.

Tadqiqot metodologiyasi

2. Matematik model va asosiy farazlar

2.1. Bir tipli Galton–Vatson jarayoni

Z_n orqali n-avloddagi mutant allel nusxalari sonini belgilaymiz. Boshlang‘ich holatda

$$Z_0 = z_0, \qquad z_0 \geq 1.$$

Har bir mutant nusxa keyingi avlodda tasodifiy X ta avlod nusxasini qoldirsin. Bunda

$$P(X = k) = p_k, \qquad k = 0,1,2,\ldots$$

va

$$\sum_{k=0}^{\infty} p_k = 1.$$

Individlarning nasllanishi o‘zaro mustaqil deb faraz qilinsa,

$$Z_{n+1} = \sum_{i=1}^{Z_n} X_{n,i},$$

bu yerda $X_{n,i}$ lar bir xil taqsimlangan va o‘zaro mustaqil tasodifiy miqdorlardir.

Nasllanish taqsimotining hosil qiluvchi funksiyasi

$$f(s) = E(s^X) = \sum_{k=0}^{\infty} p_k s^k, \qquad 0 \leq s \leq 1$$

ko‘rinishda aniqlanadi.

Jarayonning asosiy parametri

$$m = E(X) = f'(1)$$

bo‘lib, u bir mutant nusxaga to‘g‘ri keladigan o‘rtacha avlodlar sonini ifodalaydi.

Shunda

$$E(Z_n \mid Z_0 = z_0) = z_0 m^n.$$

Bu formula modelning uchta asosiy rejimini ajratishga imkon beradi:

$$\begin{cases} m < 1, & \text{subkritik jarayon,} \\ m = 1, & \text{kritik jarayon,} \\ m > 1, & \text{superkritik jarayon.} \end{cases}$$

Subkritik holatda o‘rtacha populyatsiya hajmi kamayadi; kritik holatda o‘rtacha hajm avlodlar bo‘yicha o‘zgarmaydi, biroq jarayonning yo‘qolib ketish ehtimoli baribir birga teng bo‘lishi mumkin; superkritik holatda esa ijobiy ehtimollik bilan cheksiz davom etuvchi nasliy liniya mavjud bo‘lishi mumkin.

3. Yo‘qolib ketish va omon qolish ehtimoli

q orqali boshlang‘ich bitta mutant nusxaning oxir-oqibat yo‘qolib ketish ehtimolini belgilaymiz:

$$q = P(Z_n = 0 \text{ biror } n \text{ uchun}).$$

Galton–Vatson jarayonining asosiy natijasiga ko‘ra q hosil qiluvchi funksiyaning eng kichik [0,1] dagi yechimi sifatida aniqlanadi:

$$q = f(q).$$

Agar dastlab z_0 ta mustaqil mutant nusxa mavjud bo‘lsa, yo‘qolib ketish ehtimoli

$$q^{z_0}$$

ga teng bo‘ladi. Shuning uchun omon qolish ehtimoli

$$S(z_0) = 1 - q^{z_0}$$

ko‘rinishga ega.

Agar $m \leq 1$ bo‘lsa va degeneratsiyalangan maxsus holat bundan mustasno qilinsa,

$$q = 1.$$

Agar $m > 1$ bo‘lsa, odatda

$$0 < q < 1,$$

demak,

$$S(1) = 1 - q > 0.$$

Bu natija biologik jihatdan muhim: reproduktiv ustunlikka ega bo‘lgan mutant allelning o‘rtacha ko‘payish koeffitsiyenti birdan katta bo‘lsa ham, uning populyatsiyada albatta saqlanib qolishi kafolatlanmaydi. Dastlabki genetik drift tufayli foydali mutant allel yo‘qolib ketishi mumkin. Ushbu hodisa Fisher va Haldane tomonidan ishlab chiqilgan klassik tarmoqlanish yondashuvining markaziy g‘oyalaridan biridir.

4. Tanlanish koeffitsiyenti va foydali mutatsiya

Mutant allelning o‘rtacha reproduktiv muvaffaqiyati

$$m = 1 + s$$

ko‘rinishda berilsin. Bu yerda s — tanlanish koeffitsiyenti.

$s > 0$ bo‘lganda mutant allel reproduktiv ustunlikka ega; $s < 0$ bo‘lganda esa uning reproduktiv muvaffaqiyati kamayadi.

Masalan, mutant allelning avlodlar soni Poisson taqsimotiga ega bo‘lsin:

$$X \sim \text{Poisson}(1+s).$$

U holda

$$f(x) = e^{(1+s)(x-1)}.$$

Yo‘qolish ehtimoli quyidagi tenglamadan aniqlanadi:

$$q = e^{(1+s)(q-1)}.$$

Demak, omon qolish ehtimoli

$$S = 1 - q$$

bo‘lib, kichik $s > 0$ uchun uning asimptotik ifodasi

$$S \approx 2s$$

ko‘rinishini oladi.

Bu yaqinlashuv foydali mutatsiyaning juda kichik tanlanish afzalligiga ega bo‘lgan holatlarda muhim nazariy natija hisoblanadi. Zamonaviy ishlarda ham Galton–Vatson jarayonlari orqali superkritik populyatsiyalarning omon qolish ehtimollari uchun aniq chegaralar va Haldane tipidagi asimptotikalar o‘rganilmoqda.

5. Ko‘p tipli tarmoqlanish modeli va allellar o‘rtasidagi mutatsiya

Bir tipli model faqat bitta genetik tipning nasliy rivojlanishini tavsiflaydi. Mutatsiya mavjud bo‘lgan holatda esa bir nechta genetik turlarni bir vaqtning o‘zida hisobga olish talab etiladi.

Ikki allelli modelni qaraymiz:

$$A,\ B.$$

$Z_n^{(A)}$ va $Z_n^{(B)}$ mos ravishda n-avloddagi A va B allellar nusxalari sonini bildirsin.

Mutatsiya ehtimollarini

$$\mu_{AB} = P(A \to B), \qquad \mu_{BA} = P(B \to A)$$

deb belgilaymiz.

Shunda mutatsiya matritsasi

$$M = \begin{pmatrix} 1-\mu_{AB} & \mu_{AB} \\ \mu_{BA} & 1-\mu_{BA} \end{pmatrix}$$

ko‘rinishga ega.

Agar reproduktiv samaradorliklar m_A va m_B bilan berilsa, o‘rtacha nasllanish matritsasi

$$\mathbf{M} = \begin{pmatrix} m_A(1-\mu_{AB}) & m_A\mu_{AB} \\ m_B\mu_{BA} & m_B(1-\mu_{BA}) \end{pmatrix}$$

ko‘rinishda yozilishi mumkin.

Bu holda populyatsiyaning uzoq muddatli o‘sish xususiyati matritsaning Perron–Frobenius xos qiymati

$$\rho(\mathbf{M})$$

bilan belgilanadi.

Agar

$$\rho(\mathbf{M}) > 1,$$

jarayon superkritik bo‘lib, mos shartlarda ijobiy ehtimollik bilan populyatsiyaning cheksiz rivojlanishi mumkin. Agar

$$\rho(\mathbf{M}) < 1,$$

populyatsiya yo‘qolishga moyil bo‘ladi.

Shunday qilib, bir tipli Galton–Vatson modelidagi m parametrining o‘rnini ko‘p tipli modelda spektral radius $\rho(\mathbf{M})$ egallaydi. Bu yondashuv mutatsiyaga ega genetik populyatsiyalarni modellashtirishning muhim umumlashmasidir. Ko‘p tipli Galton–Vatson modellarining mutatsiyali populyatsiyalarga tatbiqi zamonaviy nazariy populyatsion genetika tadqiqotlarida ham qo‘llanadi.

6. Allel chastotasining stoxastik dinamikasi

Populyatsiyada A allelining n-avloddagi chastotasini

$$p_n = \frac{Z_n^{(A)}}{Z_n^{(A)} + Z_n^{(B)}}$$

orqali aniqlaymiz.

Deterministik modellar ko‘pincha

$$p_{n+1} = F(p_n)$$

ko‘rinishidagi rekurrent tenglamalardan foydalanadi. Biroq chekli populyatsiyada allellarning tasodifiy tanlanishi sababli p_n tasodifiy jarayondir.

Agar tanlanish va mutatsiya bo‘lmasa, allel chastotasining kutilgan qiymati ayrim neytral modellar uchun saqlanishi mumkin:

$$E(p_{n+1} \mid p_n) = p_n.$$

Bu p_n ning martingal xususiyatini anglatadi.

Biroq martingal bo‘lish chastotaning o‘zgarmasligini anglatmaydi. Aksincha, genetik drift natijasida chastota tasodifiy ravishda 0 yoki 1 ga tomon harakatlanishi mumkin. Chekli populyatsiyalarda bu jarayon allelning yo‘qolishi yoki fiksatsiyasi bilan yakunlanadi.

Neytral modelda boshlang‘ich chastota

$$p_0 = p$$

bo‘lsa, fiksatsiya ehtimoli

$$P(\text{fixation}) = p$$

ga teng.

Masalan, agar boshlang‘ich populyatsiyada ma’lum allel chastotasi $p_0 = 0.10$ bo‘lsa, neytral modelda ushbu allelning fiksatsiya ehtimoli 0.10 ga teng bo‘ladi. Bu natija uning biologik jihatdan «foydali» yoki «zararli» ekanini emas, aynan tanlanish mavjud emasligi haqidagi matematik farazni aks ettiradi.

7. Mutatsiya jarayonining tarmoqlanish modeli

Mutatsiyani tarmoqlanish jarayoniga kiritishda har bir avlod vakili ikkita tasodifiy jarayonda ishtirok etadi:

1. nasl qoldirish;
2. yangi genetik tipga o‘tish.

Masalan, A allelining B ga mutatsiya ehtimoli μ bo‘lsin. Har bir A nusxa keyingi avlodga o‘tishda:

$$A \to A$$

ehtimoli

$$1 - \mu,$$

hamda

$$A \to B$$

ehtimoli

$$\mu$$

bo‘ladi.

Agar mutatsiya kam uchraydigan bo‘lsa,

$$\mu << 1,$$

mutatsiyaning ta’sirini perturbatsion yondashuv orqali o‘rganish mumkin.

Mutatsiyali Galton–Vatson jarayonlarida populyatsiyaning genetik tarkibi vaqt bo‘yicha faqat nasllanish koeffitsiyentiga emas, balki mutatsiya matritsasining tuzilishiga ham bog‘liq. Bunday modellar uchun diffuziya limitlari

ham olinishi mumkin; mutatsiya stavkalari kichik bo‘lgan holatlarda drift hukmron bosqichdan mutatsiya hukmron bosqichga o‘tish kuzatilishi mumkin. [1-6]

8. Uzluksiz vaqtli tarmoqlanish modeli

Ba’zi biologik jarayonlarda avlodlar orasidagi vaqt bir xil emas. Hujayralarning bo‘linishi, mikroorganizmlarning ko‘payishi yoki mutatsiyalarning yuzaga kelishi uzluksiz vaqt shkalasida sodir bo‘ladi.

Bunday vaziyatda Markov tarmoqlanish jarayonidan foydalanish mumkin. $Z(t)$ orqali t vaqtdagi populyatsiya hajmini belgilaymiz.

Har bir individ:

b – tezlik bilan yangi individ hosil qiladi;

d – tezlik bilan yo‘qoladi.

Kutilma uchun

$$\frac{dE[Z(t)]}{dt} = (b-d)E[Z(t)]$$

tenglama olinadi.

Shuning uchun

$$E[Z(t)] = Z(0)e^{(b-d)t}.$$

Agar

$$b > d,$$

populyatsiyaning o‘rtacha hajmi eksponensial o‘sadi.

Agar

$$b < d,$$

u holda o‘rtacha populyatsiya hajmi kamayadi.

Bu natija biologik populyatsiyaning o‘sish tezligini stoxastik modelning asosiy parametrlaridan biri sifatida izohlash imkonini beradi.

9. Tarmoqlanish modeli va Gompertz modeli o‘rtasidagi bog‘lanish

Dastlabki maqolada populyatsiya hajmining asimptotik xatti-harakatini Gompertz tenglamasi bilan bog‘lash taklif qilingan. Biroq matematik nuqtai nazardan Gompertz modeli oddiy Galton–Vatson jarayonining bevosita ekvivalenti emas.

Gompertz modeli

$$\frac{dN}{dt} = rN\ln\left(\frac{K}{N}\right)$$

ko‘rinishda yoziladi. Bu yerda:

$N(t)$ — populyatsiya hajmi;

$r > 0$ — o‘sish parametri;

$K > 0$ — sig‘im chegarasi.

Uning yechimi

$$N(t) = K\exp\left[-Ce^{-rt}\right]$$

ko‘rinishida bo‘ladi.

Demak, Gompertz modeli resurslarning cheklanganligi va populyatsiya o‘sishining to‘yinganligini ifodalash uchun qulay. Galton–Vatson modeli esa klassik shaklda populyatsiya hajmining yuqoridan cheklanishini nazarda tutmaydi.

Shuning uchun ushbu ikki modelni quyidagicha ajratish maqsadga muvofiq:

Galton–Vatson→stoxastik nasllanish va yo‘qolish

Gompertz→resurs cheklangan populyatsiyaning deterministik o‘sishi

Ularni birlashtirish uchun zichlikka bog‘liq tarmoqlanish yoki stoxastik logistika tipidagi modellar zarur.

10. Fiksatsiya va yo‘qolishning umumiy matematik talqini

Populyatsiyada yangi mutatsiya paydo bo‘lganda uning taqdiri uchta asosiy jarayon bilan belgilanadi:

$$\text{mutatsiya} \rightarrow \text{dastlabki drift} \rightarrow \begin{cases} \text{yo'qolish,} \\ \text{fiksatsiya.} \end{cases}$$

Mutant allel juda kam uchragan bosqichda uning nusxalari o‘zaro mustaqil deb qarash mumkin. Shuning uchun tarmoqlanish modeli aynan ushbu dastlabki bosqich uchun tabiiy approksimatsiya beradi.

Mutant allel populyatsiyaning sezilarli qismiga aylangach, mustaqillik farazi buziladi. Populyatsiya hajmining cheklanganligi, raqobat, juftlashish va allellararo o‘zaro ta’sirlar muhim ahamiyat kasb eta boshlaydi. Shu sababli tarmoqlanish modeli bilan klassik Fisher, Moran yoki diffuziya modellarining chegaralarini aniq ajratish zarur.

Bu jihat metodologik nuqtai nazardan muhim: tarmoqlanish modeli butun evolyutsion jarayonni har qanday sharoitda to‘liq almashtiruvchi model emas, balki mutant allel kam sonli bo‘lgan davrni yuqori aniqlik bilan tavsiflovchi stoxastik approksimatsiya sifatida qaralishi kerak.

11. Modelning hisoblash algoritmi

Taklif qilinayotgan modelni sonli tajribalar orqali tekshirish uchun quyidagi algoritmdan foydalanish mumkin.

1-bosqich. Boshlang‘ich mutantlar soni $Z_0 = z_0$ belgilanadi.

2-bosqich. Nasllanish taqsimoti p_k tanlanadi.

3-bosqich. Har bir individ uchun tasodifiy avlodlar soni generatsiya qilinadi.

4-bosqich. Mutatsiya matritsasi orqali yangi genetik turlar aniqlanadi.

5-bosqich. Keyingi avlod hajmi

$$Z_{n+1} = \sum_{i=1}^{Z_n} X_{n,i}$$

formula asosida hisoblanadi.

6-bosqich. Jarayon $Z_n = 0$ bo‘lguncha yoki oldindan belgilangan $n = N$ gacha davom ettiriladi.

7-bosqich. Ko‘plab Monte-Karlo realizatsiyalari asosida

$$\hat{P}_{\text{ext}} = \frac{\text{yo'qolish bilan tugagan realizatsiyalar soni}}{\text{umumiy realizatsiyalar soni}}$$

baholanadi.

Shu tarzda nazariy

$$q = f(q)$$

tenglamadan olingan natijalar simulyatsiya natijalari bilan taqqoslanishi mumkin.

12. Natijalarni muhokama qilish

Tadqiqot natijalari shuni ko‘rsatadiki, tarmoqlanish jarayonlarining eng muhim afzalligi — populyatsiya dinamikasidagi tasodifiylikni modelning boshlang‘ich bosqichidan boshlab bevosita hisobga olish imkoniyatidir.

Birinchidan, o‘rtacha nasllanish soni m mutant allelning uzoq muddatli taqdirini belgilovchi asosiy parametrdir. Biroq $m > 1$ bo‘lishi mutantning majburiy ravishda saqlanib qolishini anglatmaydi. Superkritik jarayonda ham yo‘qolish ehtimoli musbat bo‘lishi mumkin.

Ikkinchidan, mutatsiya jarayonining kiritilishi bir tipli modelning cheklovlarini bartaraf etadi. Bunda genetik turlar o‘rtasidagi o‘tishlar matritsa orqali ifodalanib, populyatsiyaning umumiy dinamikasi spektral radius yordamida tavsiflanadi.

Uchinchidan, allel chastotasining o‘zgarishi faqat uning o‘rtacha reproduktiv muvaffaqiyati bilan belgilanmaydi. Ayniqsa, dastlabki bosqichlarda genetik drift muhim rol o‘ynaydi. Shu sababli foydali mutatsiyaning biologik afzalligi mavjud bo‘lsa ham, uning yo‘qolib ketish ehtimoli nolga teng emas.

To‘rtinchidan, tarmoqlanish modeli va klassik populyatsion-genetik modellarni birlashtirish yangi imkoniyatlarni ochadi. Xususan, mutant allel kam uchragan davrda Galton–Vatson modeli, keyingi bosqichlarda esa chekli populyatsiyaga mos Fisher yoki Moran tipidagi modellar ishlatilishi mumkin.

13. Modelning cheklovlari

Taklif etilgan yondashuvning bir qator cheklovlari mavjud.

Birinchi cheklov — individlarning mustaqil reproduksiyasi haqidagi faraz. Real populyatsiyalarda resurslar, raqobat va juftlashish tizimi individlarning reproduktiv muvaffaqiyatini bir-biriga bog‘laydi.

Ikkinchi cheklov — populyatsiya hajmining klassik Galton–Vatson modelida yuqoridan cheklanmaganligidir. Katta populyatsiyalarda ekologik sig‘im va resurslarning cheklanganligi muhim bo‘lgani sababli zichlikka bog‘liq modellar talab qilinadi.

Uchinchi cheklov — genetik strukturaning soddalashtirilishi. Ikki allelli model ko‘plab real biologik tizimlarda mavjud bo‘lgan ko‘p allellilik, rekombinatsiya, genlararo bog‘lanish va epistazni to‘liq ifodalamaydi.

To‘rtinchi cheklov — tanlanish koeffitsiyentining vaqt bo‘yicha o‘zgarmas deb olinishi. O‘zgaruvchan muhit sharoitida $s = s(t)$ yoki $s = s_n$ ko‘rinishidagi vaqtga bog‘liq parametrlarni kiritish talab etiladi.

Shu sababli kelgusidagi tadqiqotlarda fazoviy, yoshga bog‘liq, zichlikka bog‘liq va ko‘p lokusli tarmoqlanish modellarini ishlab chiqish muhim istiqbolli yo‘nalish hisoblanadi.

14. Xulosa

Ushbu tadqiqotda tarmoqlanish jarayonlarining populyatsiya genetikasidagi matematik imkoniyatlari tizimli ravishda tahlil qilindi. Bir tipli Galton–Vatson modeli yordamida mutant allelning avlodlar bo‘yicha ko‘payishi, yo‘qolishi va omon qolish ehtimoli hosil qiluvchi funksiya orqali ifodalandi.

Asosiy natija

$$q = f(q)$$

tenglama orqali yo‘qolish ehtimolini aniqlashdan iborat bo‘lib, jarayonning kritikligi

$$m = E(X)$$

parametri bilan belgilanadi. Superkritik holatda $m > 1$ bo‘lishi mutant allelning musbat ehtimollik bilan uzoq muddat saqlanishiga imkon beradi, biroq dastlabki genetik drift sababli uning yo‘qolib ketish ehtimoli ham mavjud.

Mutatsiya jarayonini hisobga olish uchun ko‘p tipli tarmoqlanish modeli ishlab chiqildi. Bunda allellar o‘rtasidagi o‘tishlar mutatsiya matritsasi orqali ifodalanadi va populyatsiyaning uzoq muddatli xatti-harakati matritsaning spektral radiusi bilan bog‘lanadi.

Shuningdek, tarmoqlanish modeli va Gompertz modeli o‘rtasidagi farq aniqlashtirildi. Galton–Vatson modeli asosan stoxastik nasllanish va yo‘qolish jarayonlarini, Gompertz modeli esa resurslar cheklangan sharoitdagi deterministik populyatsiya o‘sishini ifodalaydi. Ularning bevosita tenglashtirilishi o‘rniga zichlikka bog‘liq stoxastik modellar orqali integratsiyalash maqsadga muvofiq.

Umuman olganda, tarmoqlanish jarayonlari yangi mutatsiyalarning dastlabki taqdiri, allellarning omon qolishi, genetik xilma-xillikning shakllanishi va evolyutsion jarayonlarning stoxastik mexanizmlarini o‘rganish uchun kuchli matematik vosita bo‘lib xizmat qiladi. Zamonaviy tadqiqotlar ushbu yondashuvning populyatsiya genetikasidan tashqari molekulyar biologiya, saraton biologiyasi, ekologiya va evolyutsion biologiyada ham keng qo‘llanayotganini ko‘rsatadi. [3-5]

Kelgusida ushbu modelni fazoviy populyatsiyalar, o‘zgaruvchan muhit, vaqtga bog‘liq tanlanish, ko‘p allelli tizimlar, rekombinatsiya va zichlikka bog‘liq reproduksiya bilan kengaytirish tarmoqlanish jarayonlarining biologik realizmini sezilarli oshirishi mumkin.

Foydalanilgan adabiyotlar

1. Harris, T. E. (1963). The Theory of Branching Processes. Springer.

2. Athreya, K. B., & Ney, P. E. (1972). Branching Processes. Springer.

3. Kimmel, M., & Axelrod, D. E. (2015). Branching Processes in Biology. Springer. (Springer)

4. Burden, C. J., & Wei, Y. (2018). Mutation in populations governed by a Galton–Watson branching process. Theoretical Population Biology, 120, 52–61. (PubMed)

5. Bürger, R. (2026). Bounds for survival probabilities in supercritical Galton–Watson processes and applications to population genetics. Journal of Mathematical Biology, 92, 40. (Springer)

6. Polvanov R. Application of innovative technologies in teaching probability theory. – 2019.