

УРАВНЕНИЕ ФЕНОТИПА -- ЭКОТИПА

Шабанов В.В., д.т.н. *проф.*

«Проблемная лаборатория по разработке теоретических основ управления водным, солевым и тепловым режимами мелиорируемых земель» РГАУ-МСХА.

515vvsh@gmail.com

Резюме статьи. В статье рассматривается процедура построения уравнения фенотипа, а в частности члена, который описывает взаимодействие генотипа со стохастической окружающей средой (G×E). Отмечается, что при определённых параметрах такая форма уравнения может использоваться для описания зависимости «продуктивности» экотипа от факторов внешней среды.

Введение. Изменение климата и необходимость, в связи с этим, управления биогеоценозами, требует количественной оценки и высокой точности действий, т.к. управление необходимо проводить не только на локальном, но и на глобальном уровне.

С одной стороны это сулит высокую эффективность, а с другой может вызвать чрезвычайные опасения, в случае ошибок управления.

Чтобы не допустить возможных ошибок, управление должно проводиться на основе количественных целевых функций. В частности, функции, показывающей зависимость продуктивности ("здоровья") биологического объекта от изменяющихся условий внешней среды.

В разных сферах деятельности эти функции называются по-разному. Так, в мелиорации это "уравнения требований растений" [Шабанов, 1973] или «уравнения мелиоративного режима» [Голованов, 2015]. В биологических науках это может трактоваться как уравнение фенотипа, а в науках о биосфере, как уравнение экотипа.

Если считать [Большая Российская Энциклопедия, 2007], что фенотип это реализация генотипического потенциала одного вида в определенных условиях «среды происхождения», а экотип это совокупность особей одного вида, связанных с определённым типом местообитаний (условиями внешней среды) и обладающих генетически закреплёнными свойствами, то признаки, определяющие характер экотипа, сохраняются при попадании организмов в иные экологические условия (т.е. требования к условиям внешней среды остаются неизменными).

Среди экотипов различают климатипы, возникающие под влиянием климатических факторов, эдафотипы (влияние почвенных факторов) и др.

Можно предположить, что «взаимоотношения» между живым организмом и абиотическими условиями окружающей среды основаны на сходных закономерностях и могут быть описаны сходными, по структуре, математическими моделями.

Понятие фенотипа было введено Вильгельмом Иогансенем в 1909 году, для разграничения понятий "наследственной программы" (генотипа) и ее реализации в конкретных условиях "места происхождения" данного биологического объекта.

Количественное описание проявления биологических (генетических) признаков в различных условиях внешней среды предпринимались, и сводились к динамическим моделям (зависимость признака формы или продуктивности от времени), в виде «экспоненциальных» зависимостей.

Такой подход был обусловлен очевидной предпосылкой - если фенотип формируется под влиянием «дифференциального закона распределения вероятностей» какого-либо фактора внешней среды, то он должен иметь сходную геометрическую форму.

В данном случае, куполо или колоколообразную. В ряде случаев использовалась модифицированная кривая нормально распределения Гаусса.

Однако, условия среды, под влиянием которых формируется фенотип, во многих случаях асимметричны и не подчиняются нормальному закону распределения.

В связи с этим появляется необходимость найти фундаментальные основания для построения достаточно адекватной и универсальной модели фенотипа.

Определения

В классической генетике и экологии, фенотип (P) представляется функцией вида:

$$P=f(G; E; G \times E),$$

где: **P** — фенотип (наблюдаемые признаки живого организма: здоровье, продуктивность, биомасса, урожайность и др.); **G** — генотип (наследственная основа, совокупность генов); **E** — среда (внешние условия: состав воздуха, температура, влажность, свет, плодородие почвы и т. д.); **G×E** — взаимодействие генотипа и среды (как генотип реагирует на конкретные условия).

Проработанность вопроса

Вопросы влияния генетической структуры на фенотип $P=f(G)$, достаточно хорошо проработаны. Но, в основном, в оптимальных ($E=E_{opt}$), условиях внешней среды. Стохастические закономерности изменения внешней среды в пространстве и во времени $E=f(x, y, t)$, также достаточно хорошо проработаны.

Взаимодействие генотипа и среды $G \times E$ (как генотип реагирует на изменение конкретных условий), на наш взгляд, проработаны недостаточно.

Какими же свойствами должна обладать функция описывающая взаимодействие генотипа и условий среды, изменяющихся в пространстве и во времени случайным образом?

1. Неоднозначность (неинъективность) – одному значению функции может соответствовать два значения аргумента (это фундаментальное свойство живых систем). Неоднозначность обеспечивает избыточность и надёжность (многовариантность достижения одного результата), т.е. адаптивность к изменениям среды и повреждениям.

2. Для выполнения этого условия форма уравнения должна быть мультипликативна. Это «обеспечивает» *открытость живой системы* и «компромисс» взаимодействий «хаоса и порядка». При этом части мультипликативной системы должны быть взаимодополняющими подсистемами -- {X и (1-X)}.

3. Они должны не только мультипликативно взаимодействовать, но и иметь форму степенных зависимостей, в показатель степени которых входят не только координаты точки оптимума данного биологического объекта (**X_{opt}**), но и параметр определяющий «ширину оптимального диапазона» - **g**.

Такое представление функции взаимодействия генетического потенциала и реальных условий окружающей среды, дает возможность очень *гибкого представления вида итоговых функций*.

4. Для выполнения этих условий, значения аргумента *должны быть нормированы на ширину «диапазона толерантности»* данного фенотипа.

Основной предпосылкой построения функции должен быть процесс *взаимодействие процессов созидания и распада* в биологическом объекте:

- степенная зависимость *увеличения «скорости» биохимической реакции (синтеза)* при увеличении фактора внешней среды --- $y \uparrow = (x/x_{opt})^{(g \cdot x_{opt})}$

- степенная зависимость *увеличения «скорости» распада сложных биологических структур при увеличении концентрации или энергии* (температуры) фактора внешней среды. --- $y \downarrow = ((1-x)/1-x_{opt})^g$

Вид уравнения - мультипликативный — $Y = y \uparrow * y \downarrow$

Где, **Y** – фенотипический признак живой структуры (*относительная продуктивность, здоровье, биомасса, урожайность* и пр.); **x** – фактор внешней среды (потенциал), влияющий на фенотипический признак (*интенсивность солнечной радиации, концентрация кислорода в воздухе, влажность почвы, содержание питательных веществ в почве, кислотность почв* и пр.); **x_{opt}** – *оптимальное значение фактора в данный момент роста и развития* организма (зависит от места происхождения и генетического потенциала организма); **g** – *коэффициент саморегулирования биологической системы* (организма). Этот показатель

зависит от генетического потенциала и конкретных условий места обитания в зоне происхождения.

В этом уравнение все значения аргументов и функции нормируются. Минимальное значение фактора равно нулю (от каждого значения диапазона толерантности это значение вычитается, а потом делится на максимальное значение границы толерантности).

Фенотипический признак, также нормируется на максимальную величину $Y(x_{opt})$. Изменяется от 0 до 1.

Таким образом, уравнение получается безразмерным, с осями от 0 до 1. Это во многом облегчает подбор параметров уравнения - x_{opt} и g .

В общем виде уравнение фенотипа – экотипа может быть записано в следующем виде:

$$Y = \left[\frac{x}{x_{opt}} \right]^{g(x_{opt})} \times \left[\frac{1-x}{1-x_{opt}} \right]^{g(1-x_{opt})}$$

В качестве примера приведем график функции фенотипа («здоровья») человека относительно содержания кислорода в воздухе. В нормативных документах, например, [Руководство] и др., содержатся следующие «узловые» точки. Оптимальный диапазон 0,78 – 0,91 (18,72% ---21,84). Оптимальное значение = 20,28%. Изменение концентрации на 1,56% приводит к изменению «уровня здоровья» на 20%. Это временное потеря трудоспособности.

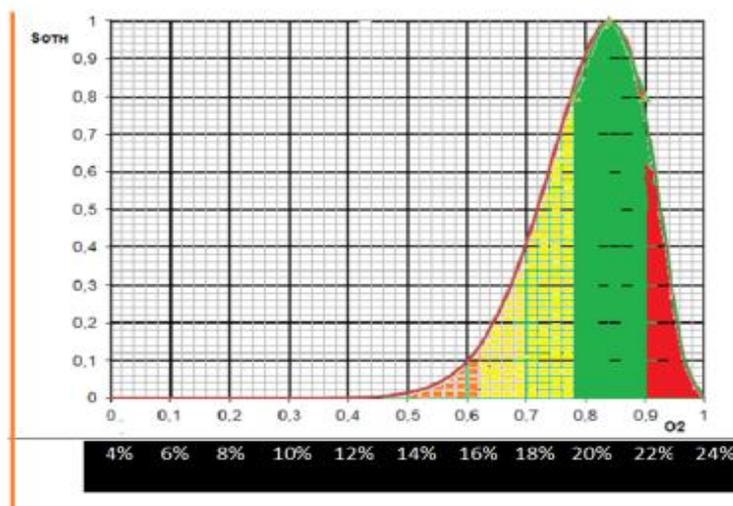


Рис. 1 График кривой фенотипа (зависимости уровня «здоровья») человека (ордината) от концентрации кислорода в воздухе - абсцисса. (Более подробное описание исходных данных, планируется привести в презентации, расположенной на сайте ЭБС РГАУ -

<https://elib.timacad.ru/search/result?c=1&q=%D0%BF%D1%80%D0%B5%D0%B7%D0%B5%D0%BD%D1%82%D0%B0%D1%86%D0%B8%D0%B8+%D0%A8%D0%B0%D0%B1%D0%B0%D0%BD%D0%BE%D0%B2>

Можно предположить, что организм здорового человека может адаптироваться к изменению концентрации не более чем на $(1.56\% : 20) = 0,078\%$ концентрации кислорода.

Поэтому (в первом приближении), точность измерения кислорода в атмосфере должна быть не менее $\pm 0,1\%$ концентрации кислорода.

Выводы

1. Учитывая, что фенотип — это совокупность внешних и внутренних признаков организма, сформировавшихся в результате реализации генетической информации (какие аллели присутствуют), а так же воздействия среды (как эти аллели «проявляются» в конкретных условиях), фенотип — это признак (относительная продуктивность) отдельной особи, складывающийся из генотипа + среда.
2. Фенотип может быть описан уравнением, которое построено, на приведенных выше, принципах. В общем случае, параметры уравнения могут быть переменными во времени. Как параметризовать уравнение в этом случае, описано в публикациях. [Шабанов, 1973, 2024]
3. Представляется, что предлагаемая форма уравнение фенотипа может достаточно «гибко» описать результат взаимодействия генетического потенциала вида с окружающей средой.
4. Экотип — это генетически обусловленный «портрет» популяции, где отбор закрепляет набор адаптивных фенотипов, наиболее выгодных в данной среде. Предлагаемая форма уравнения, когда диапазон «саморегулирования» становится шире (уменьшение коэффициента g), позволяет предположить, что при определённых показателях, уравнение фенотипа может переходить в уравнение экотипа.

Список литературы

1. МЕЛИОРАЦИЯ ЗЕМЕЛЬ: Учебник / ред. : А. И. Голованов , Н. М. Щербакова; рец.: Е. В. Кузнецов, А.В. Шуравилин; Российский государственный аграрный университет - МСХА имени К. А. Тимирязева (Москва). — Электрон. текстовые дан. — Москва, 2011. — 824 с. — Коллекция: Учебная и учебно-методическая литература. — Свободный доступ из сети Интернет (чтение, печать, копирование). — Режим доступа : http://elib.timacad.ru/dl/full/s09102024MZ_Shabanov.pdf. - Загл. с титул. экрана. - Электрон. версия печ. публикации. — <URL:http://elib.timacad.ru/dl/full/s09102024MZ_Shabanov.pdf>.
2. Биоклиматическое обоснование мелиораций. В. В. Шабанов. — Электрон. текстовые дан. — Ленинград: Гидрометеиздат, 1973. — 169 с. — Коллекция: Монографии. — Режим доступа :

<http://elib.timacad.ru/dl/full/f33.pdf>. - Загл. с титул. экрана. - Электрон. версия печ. публикации. — <<https://elib.timacad.ru/dl/full/f33.pdf/view>>.

3. Влагообеспеченность яровой пшеницы и ее расчет: монография / В. В. Шабанов. — Электрон. текстовые дан. — Ленинград: Гидрометеиздат, 1981. — 145 с. — Коллекция: Монографии. — Режим доступа : <http://elib.timacad.ru/dl/full/f42.pdf>. - Загл. с титул. экрана. - Электрон. версия печ. публикации. — <URL:<http://elib.timacad.ru/dl/full/f42.pdf>>.
4. УДК 631.6 DOI: 10.37738/VNIIGIM.2024.46.25.014 ПАРАМЕТРИЗАЦИЯ УРАВНЕНИЯ МЕЛИОРАТИВНОГО РЕЖИМА В.В. Шабанов, с 83-89/
https://www.vniigim.ru/download/library/2024/SBORNIK_100_optimized.pdf

Статья опубликована в сборнике (стр. 397- 401) -

УДК 55 ББК 26.32я43

М34

Материалы XXXV Всероссийской с международным участием междисциплинарной конференции геологического, географического факультетов и Музея землеведения МГУ имени М.В. Ломоносова «Система планета Земля» / под ред. В.Л. Сывороткина, А.Ю. Ретеюма, В.А. Зайцева, А.О. Агибалова. М.: Перо», 2026. 407 с.

ISBN 978-5-00270-646-4

Редакционная коллегия сборника

В.Л. Сывороткин (автор-составитель), А.Ю. Ретеюм, В.А. Зайцев, А.О. Агибалов

В сборнике представлены материалы докладов XXXV Всероссийской с международным участием междисциплинарной конференции геологического, географического факультетов и Музея землеведения МГУ имени М.В. Ломоносова «Система планета Земля». Она состоялась 3–6 февраля 2026 года в аудитории 415 главного корпуса МГУ. На конференции выступили сотрудники разных организаций: МГУ, ИФЗ РАН, ИТПЗ РАН, Института геологии и нефтегазовых технологий КФУ, ИЯИ РАН, ИПГ РАН, ИДГ РАН и многих других. Устные и стендовые доклады были посвящены широкому кругу вопросов, связанных с динамикой геосфер и различными процессами, происходящими в антропо-, био- и гидросфере.

УДК 55

ББК 26.32я43

ISBN 978-5-00270-646-4 © Авторы статей, 2026