

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ ОБЩЕЙ ГЕНЕТИКИ им. Н.И. ВАВИЛОВА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК**

На правах рукописи

КУРБАТОВА Ольга Леонидовна

ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ ГЕНЕТИКА ГОРОДСКОГО НАСЕЛЕНИЯ

03.02.07 – генетика

03.03.02 – антропология

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени

доктора биологических наук

МОСКВА – 2014

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА 1. Материалы и методы	11
ГЛАВА 2. Влияние процессов миграции на генофонды городских популяций	12
2.1. Теоретические предпосылки	12
2.2. Генетико-демографические аспекты миграционных процессов в городском населении	16
2.3. Прогноз динамики частот конкретных генов под воздействием миграции	25
2.4. Социально-демографические и генетические последствия миграции	30
ГЛАВА 3. Генетическая подразделенность городских популяций	35
3.1. Теоретические предпосылки	35
3.2. Пространственно-территориальная подразделенность городской популяции (на примере Москвы)	36
3.3. Положительная брачная ассортативность и инбридинг	46
ГЛАВА 4. Процессы аутбридинга и их генетические последствия	57
4.1. Теоретические предпосылки	57
4.2. Масштабы аутбридинга в городских популяциях России и сопредельных стран	61
4.3. Генетические последствия аутбридинга (на примере межэтнических браков в Москве)	67
4.4. Потоки генов между этническими группами трех мегаполисов по данным анкетирования	71
4.5. Значение полученных результатов для проблемы формирования генетических баз данных по населению мегаполисов	76
ГЛАВА 5. Естественное воспроизводство и отбор в городских популяциях	79
5.1. Теоретические предпосылки	79
5.2. Изменчивость параметров отбора в мировом масштабе	84
5.3. Релаксация и изменение характера отбора	91
5.4. Новые эколого-генетические факторы	101
5.5. Отсутствие стабильного воспроизводства генофонда городского населения	104
5.6. Внутригрупповой и межгрупповой отбор в городском населении	105
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	125
ВЫВОДЫ	131
БЛАГОДАРНОСТИ	134
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	135

ВВЕДЕНИЕ

Городские популяции являются «неудобным» объектом для популяционной генетики и антропологии – иногда даже высказывается мнение, что сам термин «популяция» неприменим к городскому населению. В то же время, развернутое определение популяции, данное в знаменитой книге Н.В. Тимофеева-Ресовского, Н.Н. Воронцова и А.В. Яблокова (1969), не содержит таких ограничений, которые отказывали бы городам в праве называться популяциями.

Каковы же отличительные особенности городов? Представители разных наук, вне всякого сомнения, по-разному ответят на этот вопрос. Согласно определению Демографического энциклопедического словаря (1985), город – населенный пункт, обладающий значительной (критерии устанавливаются законодательством государства) численностью населения, занятого главным образом вне сельского хозяйства. С точки зрения эколога, город – это специфическая экологическая ниша, в которой достигается высочайшая концентрация населения, хозяйственной деятельности, торговли, власти и идеологической жизни, что обуславливает и высокую профессиональную дифференциацию жителей; природа здесь заменена искусственной средой обитания с усложненным социумом (Алексеев, 1993). Медики отметят дестабилизацию эпидемиологической обстановки, связанную с высокой плотностью населения, стрессом, гиподинамией и загрязнением окружающей среды (Прохоров, 2001), а также особый – усредненный тип питания, основанный на пищевой индустрии и отличающийся более калорийной, богатой белками и разнообразной (в том числе и «экзотической») пищей (Козлов, 2002). С точки зрения психолога, в городах происходит модификация пространственного восприятия окружающей среды и психологических стереотипов (замкнутое пространство); расширение кругозора, увеличение интенсивности общения, усложнение психологической сферы, связанное с необходимостью дисциплины и подчинения. Антропологи отмечают особенности конституциональных типов городского населения и большую выраженность процессов акселерации (Алексеева, 1998).

Генетиков смущает, помимо огромного размера и подчас пестрого этнического состава, нестабильность городских популяций, проистекающая из-за большой интенсивности миграционных процессов и неблагоприятия процессов естественного воспроизводства населения. Эти особенности очень удачно сформулированы в книге одного из основоположников экологии человека В.П. Алексеева (1993) в виде такого образа: *«Городская популяция – проточный пруд, вода в котором постоянно меняется, но очертания берегов сохраняются надолго».*

Но как бы то ни было, начиная с 2009 г. большая часть человечества проживает в городах; в России по данным последней переписи (2010 г.) доля городского населения – 74% (105,3 млн. чел.) (demoscope.ru/weekly/2011/0491/perep01.php), в 15 городах-«миллионниках» в настоящее время проживает почти пятая часть населения страны. Города, в особенности мегаполисы, в историческом плане представляют новый тип популяционной структуры и новую, непривычную для человека среду обитания. Традиционно внимание популяционных генетиков и антропологов было сфокусировано на «изолятах» и «малых народах», для чего было разработано большое разнообразие моделей и методов. Однако эта методология мало пригодна для изучения мегаполисов, растущих за счет огромного притока разноплеменных мигрантов. В теории и в практике возникает необходимость «смещения акцентов» на изучение городских популяций в отношении изменчивости генетических маркеров и морфофизиологических признаков. Если лабораторные методы одинаковы для популяций всех типов, то методы анализа популяционной структуры должны иметь свою специфику. Это предмет отдельной области популяционной генетики – *демографической генетики* (Рычков, 1982, 1985) или, как чаще ее называют в англоязычной литературе – Genetic Demography – *генетической демографии* (Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971).

В то время как для «маркерной» популяционной генетики основной параметр – *частота гена (аллеля)*, для демографической генетики – это половозрастная, этническая и брачная структура населения, показатели миграции, витальные статистики. Для человеческих популяций имеется большое число письменных источников, по которым можно рассчитать эти параметры (данные демографической статистики, материалы ЗАГС о браках, родившихся, умерших; медицинская документация родильных домов, больниц; для более ранних этапов – разнообразные архивы, церковно-приходские книги). И, конечно, нужную информацию можно собирать путем анкетирования или личного опроса.

Большую сложность при изучении городских популяций представляет специфика проявления всех основных факторов популяционной динамики – миграции, естественного отбора, мутационного процесса и генного дрейфа. Первые три фактора видоизменились как в количественном, так и в качественном выражении, а генный дрейф, столь эффективный на протяжении большей части истории человечества, практически потерял значение в силу огромного объема популяций (Алтухов, 2003). Обычным, принимаем на веру, допущением при изучении городского населения является то, что это «большая панмиксная популяция», подчиняющаяся равновесию Харди-Вайнберга (т.е., не имеет инфраструктуры и генетически стабильна в поколениях). Результаты настоящего исследования показывают, что это не так.

Исторически так случилось, что демографическая генетика городского населения получила большее развитие в СССР, чем за рубежом. Исследования в этом направлении

были начаты нами в конце 1960-х годов на кафедре антропологии МГУ под руководством проф. Ю.Г. Рычкова (Курбатова, 1975, 1977; Курбатова, Рычков, 1978; Рычков, 1979) и затем продолжены в ИОГен РАН. Была защищена первая в стране кандидатская диссертация по демографической генетике (Курбатова, 1977). В результате многолетнего изучения московской популяции разработана модель генетико-демографического процесса в мегаполисе (Курбатова и др., 1984, 1997, 2013; Курбатова, Победоносцева, 1988а, б; 1992, 2004, 2006; Победоносцева и др., 1998; Свежинский и др., 1999; Kurbatova, Pobedonostseva, 1991, 1992). В процессе работы приходилось приспособлять и модифицировать традиционные методы демографической генетики, разрабатывать новые подходы. Параллельно, начиная с 1970-х годов, школой А.А. Ревазова и Е.К. Гинтера, в рамках комплексных медико-генетических программ МГНЦ РАМН, проводились генетико-демографические исследования во многих регионах прежнего СССР, где наряду с сельским населением отдельных областей, были изучены и некоторые города (Гинтер и др., 1992). Ученики и коллеги Ю.Г. Рычкова, используя материалы переписей населения, выполнили ряд исследований, направленных на оценку генетически-эффективной миграции на территории прежнего СССР (Евсюков и др., 1997, 1999, 2000; Евсюков, Жукова, 2012). Большое внимание демографической генетике уделено в трудах Н.Х. Спицыной (1993, 2006). К настоящему времени многие города стали объектами специальных исследований методами демографической генетики – Ангарск, Томск и города Томской области, Улан-Удэ, Курск и Белгород, города Поволжья, Украины, Алма-Ата, Ашхабад (ссылки на эти работы приведены в соответствующих разделах диссертации). Разные авторы, естественно, используют в своих исследованиях разные методы, что затрудняет сравнительный анализ полученных данных.

Актуальность генетико-демографического изучения современного городского населения и разработки новых подходов обусловлена необходимостью создания баз данных по генетической и антропологической структуре населения городов с использованием как классических, так и ДНК-маркеров в практических целях – для медицинской генетики и профилактической и судебной медицины (Животовский, Хуснутдинова, 2003). Очевидно, что грамотное формирование выборки для исследования методами «маркерной» генетики или антропологии и создание полноценных «референтных» групп, обеспечивающих достоверную ДНК-идентификацию личности, невозможно без учета особенностей сложной популяционной инфраструктуры мегаполиса, пестрого этнического состава населения и широких масштабов аутбридинга. Крайне актуальным является задача прогнозирования динамики генофондов городских популяций, в частности, спектра и частот наследственной патологии, под воздействием этнодемографических процессов (миграция,

дифференциальный естественный прирост этнотерриториальных групп, инбридинг – аутбридинг). Эта задача также может быть решена в рамках демографической генетики, которая дает исследователю инструмент прогнозирования динамики генофондов.

Фундаментальное методологическое значение для прогнозирования динамики генофонда в условиях изменяющейся среды имеет сформулированное Ю.П. Алтуховым (1978) представление о *нормальном* и *неблагоприятном популяционно-генетических процессах* и о критериях «нормальности», которое должно лежать в основе моделей генетического мониторинга: *«...если перед исследователем стоит задача прогноза и управления, то ее можно решить, лишь принимая за точку отсчета четко охарактеризованные параметры “нормы”, нормального состояния или же нормального процесса»* (Алтухов, 2003а). **Генетический процесс в популяции следует считать нормальным, если состояние ее генофонда соответствует двум основным критериям: 1) наличие устойчивого воспроизводства в поколениях и 2) сохранение оптимального уровня качественного генетического разнообразия при стабильном объеме генетического груза. Напротив, суженное воспроизводство генофонда, уменьшение генетического разнообразия или его увеличение сверх оптимального уровня, рост генетического груза популяции свидетельствуют о неблагоприятном характере процесса** (Алтухов 2003а; Курбатова, 1998; Курбатова, Победоносцева, 2012). Из этого представления следует, что судьба генофонда «мегапопуляции» во многом определяется характером этнодемографических процессов. *«...Российскими учеными доказано, что динамика генофонда человека диктуется не наследственностью, а социальным процессом. Он первичен. А структура генофонда меняется, отвечая на изменения в социуме»* (Алтухов, 2003б).

Цель работы: изучить влияние этнодемографических и социально-экологических факторов на динамику генофондов городского населения методами демографической генетики.

Задачи исследования:

1. Изучить генетические параметры миграции в московской популяции за последнее столетие.
2. Разработать методологию прогнозирования динамики генофонда городской популяции под воздействием миграционных процессов с учетом гендерных различий в миграционной активности.
3. Проанализировать факторы, обуславливающие подразделенность городской популяции.

4. Проанализировать потоки генов между этническими группами мегаполисов, возникающие в результате межэтнических браков, и их влияние на динамику генофонда.
5. С использованием методов демографической генетики (индексы Кроу) проанализировать временную динамику параметров внутригруппового и межгруппового отбора в городском населении и в мировом масштабе.
6. Разработать принципы создания генетических баз данных для населения мегаполисов на основе анализа генетико-демографических данных.

Научная новизна. Являясь пионером демографической генетики в России, автор в своей диссертации разработал и апробировал ряд новых подходов к изучению популяционной структуры городского населения и динамики его генофонда методами демографической генетики. Для населения Москвы охарактеризована динамика за столетний период параметров миграции как ведущего фактора популяционной динамики мегаполисов. Предложена и апробирована модель прогнозирования динамики генофонда популяции под давлением миграции для генов разной локализации. Впервые рассмотрено значение фактора неоднородности расселения этноконфессиональных и социально-профессиональных групп населения по городской территории как фактора генетической подразделенности популяции, оценена степень дифференциации населения административно-территориальных единиц Москвы по «квазигенетическим» маркерам (национальность, уровень образования). Впервые охарактеризована динамика параметров брачной ассортативности в московской популяции по генетически-значимым демографическим признакам за столетний период. Разработана модель, позволяющая на основе генеалогических данных оценивать влияние потоков генов между этническими группами по материнской и отцовской линии на генетическую структуру потомков. Существенно новым подходом является раздельное рассмотрение двух принципиально различающихся типов отбора: *внутригруппового*, основанного на межиндивидуальных различиях в приспособленности (дифференциальное размножение генотипов); и *межгруппового*, основанного на различиях в средней приспособленности популяций (дифференциальный прирост отдельных групп). Новым для популяционной генетики и антропологии является вывод о том, что интенсивность естественного отбора (индексы Кроу) была максимальна не в популяциях с традиционным хозяйственно-культурным укладом, а в городском населении на ранних стадиях индустриализации. Впервые изучена динамика параметров внутригруппового и межгруппового отбора в городском населении России и в ее крупнейших мегаполисах за столетний период.

Теоретическая и практическая значимость. В работе проанализировано соответствие характера генетико-демографических процессов в российском мегаполисе критериям нормальности (стабильное воспроизводство генофонда в поколениях и сохранение оптимального уровня генетического разнообразия). Разработанная автором модель динамики частот аллелей под давлением центростремительной миграции представителей разных этнотерриториальных групп дает возможность прогнозировать динамику генофонда популяции, в том числе в отношении моногенной патологии и генов, ассоциированных с устойчивостью к социально-значимым заболеваниям и экстремальным факторам среды. Такой прогноз изменения спектра наследственной патологии и векторов динамики частот отдельных заболеваний может служить основой для своевременного планирования объема и характера специализированной медицинской помощи и целенаправленной подготовки специалистов. Прогноз динамики нормальной изменчивости генетических (группы крови, полиморфные биохимические и ДНК-локусы) и морфофизиологических признаков важен для понимания общих тенденций изменения генофонда популяции. Результаты работы могут быть востребованы в судебной медицине при создании генетических баз данных для населения мегаполисов, поскольку создают научную основу стратегии формирования референтных групп с учетом этнического состава населения и высокой степени его генетического смешения за счет межнациональных браков. Данные о формировании на территории мегаполиса генетически замкнутых и территориально обособленных этнических диаспор, тяготеющих к заключению браков со своими земляками, свидетельствуют о том, что не следует сбрасывать со счетов неожиданную для мегаполиса проблему инбридинга. Полученные данные, важные и существенные с позиций фундаментальной науки – генетики и антропологии, могут быть использованы на практике в целях управления этнодемографическими и социальными процессами в мегаполисе (городской администрацией Москвы), а также в целях совершенствования Концепции демографической политики РФ.

Результаты исследования используются в разработанном автором спецкурсе «Демографическая генетика», который читается О.Л. Курбатовой на кафедре генетики биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, а также на кафедре генетики и селекции биолого-почвенного факультета СПбГУ.

Положения, выносимые на защиту:

1. Интенсивность миграции в Москву на протяжении столетия настолько высока, что генофонд популяции обновляется за 6-8 поколений; генетическая эффективность центростремительной миграции увеличивается за счет расширения этнического

- состава и разнообразия регионов происхождения мигрантов. В результате прогнозируется динамика генофонда популяции мегаполиса в отношении генетических маркеров, изменчивость которых имеет выраженную этнорегиональную специфику.
2. Городская популяция не соответствует модели «большой панмиксной популяции» вследствие наличия внутренней подразделенности (неоднородность расселения этнорегиональных и социально-профессиональных групп на городской территории и положительная брачная ассортативность по генетически-значимым демографическим признакам)
 3. В настоящее время в Москве высокие индексы брачной ассортативности (предпочтительное заключение браков с «земляками» и представителями своей национальности) и тенденция к образованию «анклавов» характерны для «новых» малочисленных этнодисперсных групп, недавно обосновавшихся в мегаполисе, что облегчает их адаптацию в инокультурной среде.
 4. Распространение в мегаполисах межэтнических браков порождает потоки генов между этническими группами, вектора и интенсивность которых неодинаковы по материнской и отцовской линии и зависят от брачной структуры и самоидентификации потомков.
 5. На ранних стадиях индустриализации в городском населении интенсивность отбора была выше, чем в популяциях с традиционным хозяйственно-культурным укладом; в городах России резкое ослабление отбора произошло на протяжении жизни 3-4-х поколений, в основном за счет многократного уменьшения дорепродуктивной смертности.
 6. Межэтническая дифференциация показателей естественного прироста, наряду с межэтническими различиями в темпах миграционного прироста, обуславливают динамику этнического состава и, опосредовано, – динамику генофонда населения мегаполиса.
 7. При формировании генетических баз данных для населения мегаполисов необходимо учитывать, что они представляют собой популяции смешанного происхождения в этническом, антропологическом и генетическом аспектах; в изученных мегаполисах подавляющее большинство представителей «основной» национальности в своих родословных имело предков иных национальностей и иных мест происхождения.

Апробация работы. Материалы диссертационного исследования доложены на многих международных и российских форумах, в том числе: 14-ом (Москва, 1978), 15-ом

(Нью-Дели, 1983), 16-ом (Торонто, 1988) Международных генетических конгрессах; 7-ом (Берлин, 1986), 8-ом (Вашингтон, 1991) Международных конгрессах по генетике человека; 1-ом (1983), 3-ем (1994), 4-ом (Курск, 2000), 6-ом (Ростов-на-Дону, 2010) съездах медицинских генетиков России; 1-ом (Саратов, 1994), 2-ом (Санкт-Петербург, 1999), 5-ом (Москва, 2009) съездах ВОГиС; Межд. научн. конф. памяти академика В.П. Алексеева (Москва, 1994, 2004); Межд. конф. по программе ЮНЕСКО "Человек и Биосфера" (Ташкент, 1984; Алма-Ата, 1988); Международной конференции «Безопасность крупных городов» (Москва, 1996); 11-ой (Москва, 1998), 12-ой (2002), 13-ой (2006) конф. «Космическая биология и авиакосмическая медицина»; 3-ем (Москва, 1999), 8-ом (Оренбург, 2009), 10-ом (Москва, 2013) Конгрессах этнографов и антропологов России; Межд. конф. по программе «Экополис» (Москва, 2000, 2013); 5-х чтениях памяти профессора В.В. Бунака (Москва, 2001); 2-ой межд. школе-семинаре «Проблемы генетической безопасности: научные инновации и их интерпретация» (Москва, 2004); 13-ой (2005), 14-ой (2006), 15-ой (2007), 16-ой (2008), 17-ой (2009), 18-ой (2010), 20-й (2012) Международных конференциях и дискуссионном научном клубе «Новые информационные технологии в медицине, биологии, фармакологии и экологии» (Крым, Ялта-Гурзуф); Ежегодной научн. конф. Координационного совета МГУ «Науки о жизни» (Москва, 2006); Межд. конф. «Чарльз Дарвин и современная биология» (Санкт-Петербург, 2009); Межд. научн. конф. и межд. школе для молодых ученых «Проблемы экологии: чтения памяти профессора М.М. Кожова» (Иркутск, 2010); Межд. конф., посвященной памятной дате – 75-летию со дня рождения академика Ю.П. Алтухова (Москва, 2011); Межд. конф., посвященной памяти генетика и антрополога Ю.Г. Рычкова (Москва, 2013).

Публикации.

По материалам диссертации опубликовано 100 работ: в том числе коллективных монографий – 2, статей в изданиях, включенных в перечень рекомендованных ВАК Минобрнауки России, – 26; статей в научных тематических сборниках – 23, тезисов – 45, брошюра – 1, учебное пособие – 1, учебных программ – 2.

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Результаты работы основаны на анализе следующих источников демографических данных:

- Материалы ЗАГС Октябрьского (Гагаринского) р-на г. Москвы. Изучены брачные свидетельства за 1955 год – 3485 браков; 1980 год – 2676 браков, 1994-95 гг. – 3147 браков. Проанализированы следующие данные о женихах и невестах: возраст, место рождения, место жительства на момент бракосочетания, национальность, социальная принадлежность, образование
 - Церковно-приходские (метрические) книги, содержащие записи о вступающих в брак в Якиманской и Серпуховской частях за период с 1892 по 1918 гг., хранившиеся в архиве Гагаринского отдела ЗАГС г. Москвы) – 1911 браков (место рождения и возраст)
 - Материалы переписей населения Москвы 1871 г., 1882 г. и 1902 г., Первой Всероссийской переписи населения 1897 г., Всесоюзных переписей населения 1926, 1937, 1979, 1989 гг., микропереписи населения Москвы 1994 г. и Всероссийских переписей населения 2002 и 2010 гг. (www.perepis-2010.ru)
 - Материалы демографической статистики Росстата, Мосгоркомстата за 1989-2012 гг. (www.gks.ru; www.demoscope.ru)
 - Данные анкетирования жителей трех мегаполисов – Москвы (295 анкет), Харькова (218) и Минска (447). Анкета содержит вопросы о месте и годе рождения, национальности (самоидентификация) самих анкетиремых, их родителей и более отдаленных предков (национальность предков записана со слов анкетиремых). В анализ были включены анкетные данные лиц, постоянно проживающих в соответствующем мегаполисе.

Для анализа изменчивости параметров отбора в городских популяциях в мировом масштабе привлечена созданная нами база данных «Отбор» (Kurbatova et al., 2005; Курбатова и др., 2007), содержащая сведения о 278 популяциях разного типа.

В целях сравнения привлечены обширные литературные данные о брачной структуре и параметрах естественного воспроизводства городского населения.

Формирование баз данных проведено в системе MS Excel, анализ осуществлен в пакетах программ MS Excel и Statistica при помощи стандартных статистических методов. Оригинальные методы демографической генетики описаны в соответствующих разделах диссертации.

ГЛАВА 2. ВЛИЯНИЕ МИГРАЦИИ НА ГЕНОФОНДЫ ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ

2.1. Теоретические предпосылки

В популяционной генетике миграция рассматривается как один из основных факторов популяционной динамики, изменяющих уровень генетического разнообразия популяций (Ли, 1978; Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971). Следует сразу отметить, что трактовка генетических последствий миграции кардинальным образом зависит от уровня рассматриваемой популяционной структуры – влияние миграции на межпопуляционное и внутривидовое разнообразие противоположно.

Наиболее известная модель популяционной структуры – «островная», представляет собой совокупность частично изолированных популяций, обменивающихся мигрантами (*модель "изоляты"*) (рис. 2.1). Такая популяционная структура была характерна для большей части истории человечества, а к настоящему времени в явном виде сохранилась на малозаселенных и труднодоступных территориях в условиях географической изоляции (островные популяции, горные аулы, малочисленные народы). В неявном виде подразделенность существует и в современных городских популяциях при наличии социальных барьеров (например, если отдельные городские кварталы населены преимущественно представителями одной этнической или религиозной группы). В такой системе степень генетических различий между субпопуляциями обратно пропорциональна размеру субпопуляций (N) и интенсивности миграций (m) между ними (Ли, 1978): Аналогичным образом связан с этими демографическими параметрами и коэффициент инбридинга F . Таким образом, увеличение интенсивности миграций между субпопуляциями, с одной стороны, уменьшает уровень межпопуляционного разнообразия, а с другой – уменьшает инбридинг и уровень генетического груза в популяции в целом (за счет снижения частоты аутосомно-рецессивных патологий).

При изучении городских популяций нас чаще интересует судьба отдельной популяции, в которую направлен поток мигрантов с обширных территорий (*модель "мегаполис"*) (рис. 2.1). В этом случае миграция увеличивает не только численность, но и наследственное разнообразие популяции. Изменение генофонда за поколение зависит от интенсивности миграции и качественного состава мигрантов. Генетический эффект тем значительнее, чем больше доля мигрантов и чем больше различия между ними и коренными жителями (в частности, чем разнообразнее этнический состав и больше географическое расстояние от места рождения мигрантов до населенного пункта, в который они прибыли).

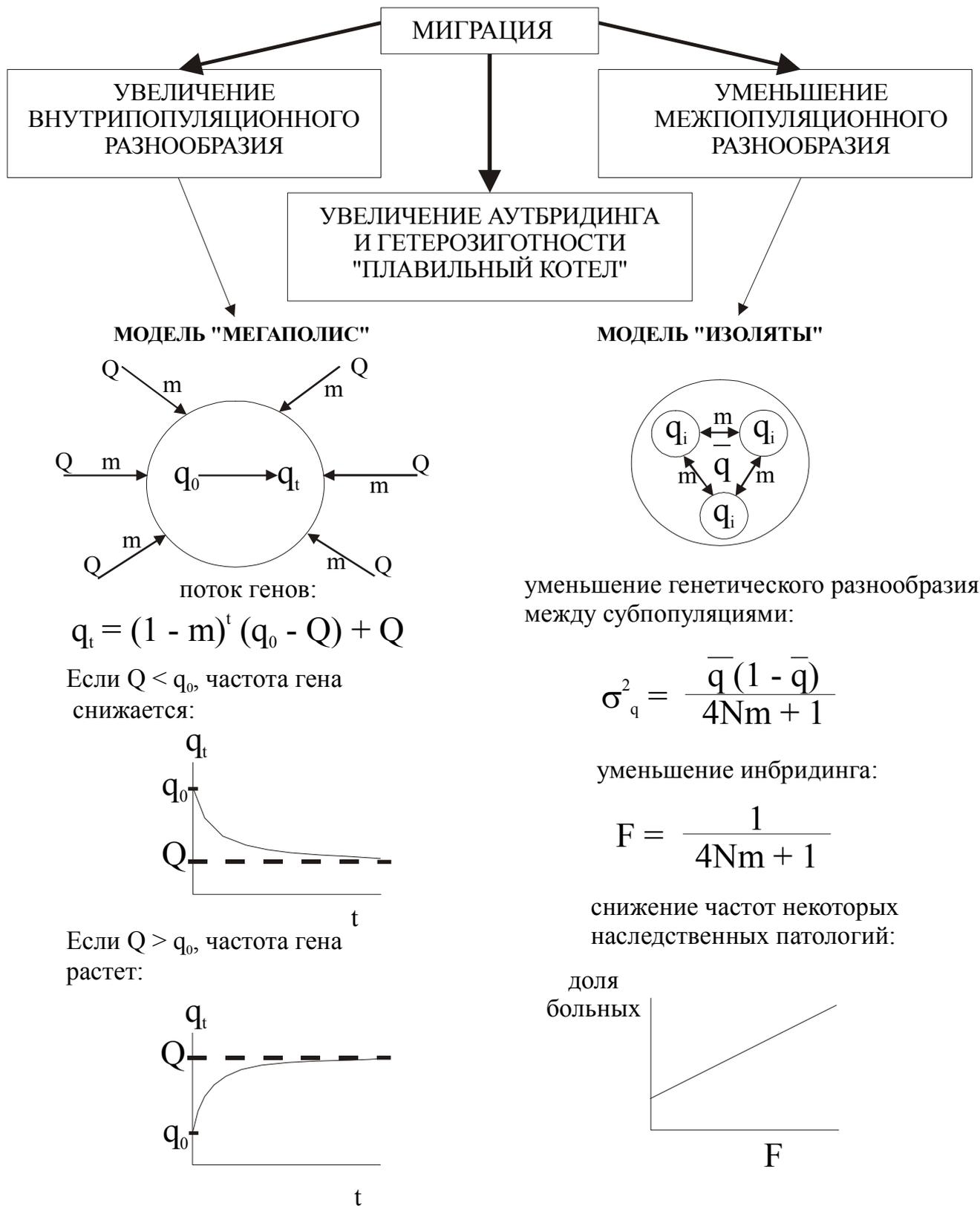


Рис. 2.1. Генетические последствия миграции

Согласно теории, динамика частоты гена в поколениях выглядит следующим образом (Ли, 1978):

$$q_t = (1-m)^t (q_o - Q) + Q, \quad (1)$$

где q_t – частота гена через t поколений. q_o – исходная частота гена в популяции, Q – частота гена у мигрантов, m – доля мигрантов в популяции.

В конечном счете, при любых соотношениях q_o и Q в неограниченно долгой череде поколений $q_t \rightarrow Q$, т.е. генофонд коренного населения будет полностью замещен генофондом мигрантов, причем скорость процесса тем выше, чем больше интенсивность миграции (рис. 2.2). Этой закономерности подчиняются не только гены "нормальной" изменчивости, но и гены, ответственные за возникновение наследственной патологии. Так, если частота какого-либо гена у мигрантов выше, чем у аборигенов ($Q > q_o$), то его частота в популяции будет постепенно возрастать; при обратном соотношении ($Q < q_o$) – падать до уровня, характерного для мигрантов.

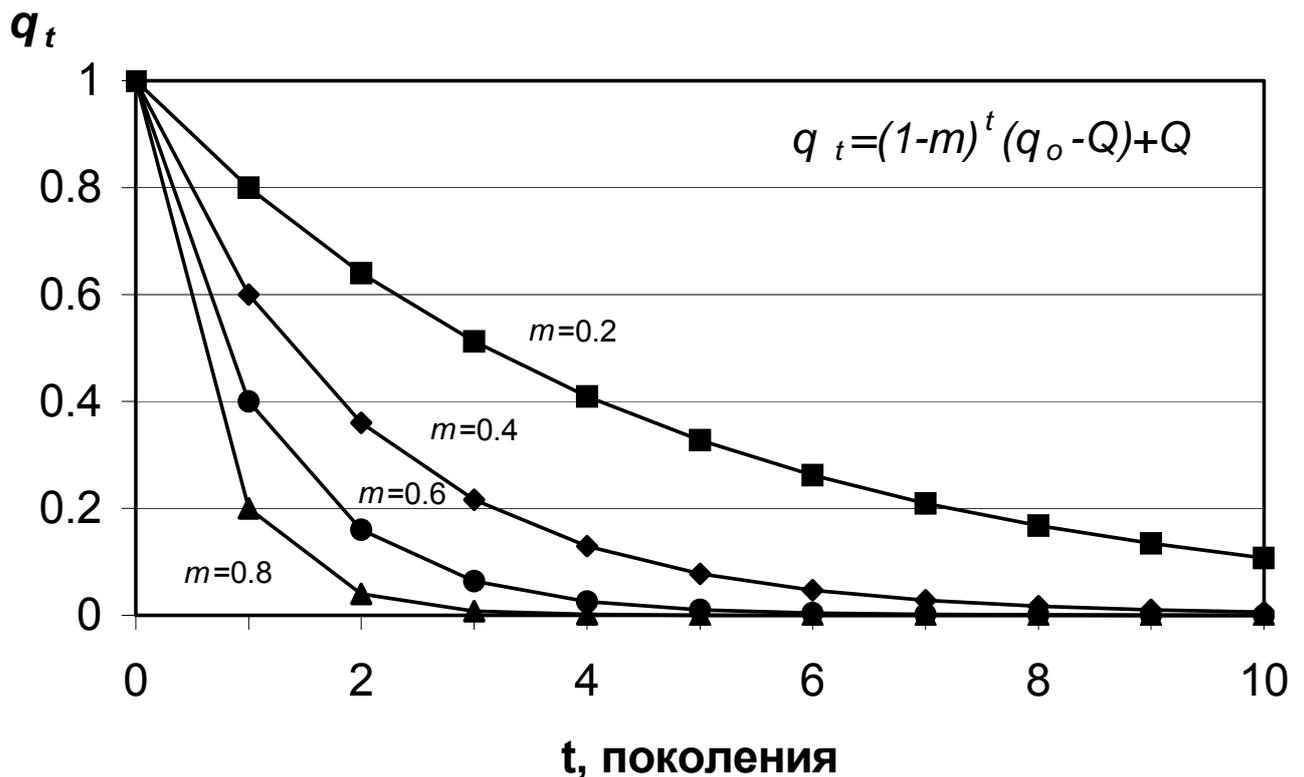


Рис. 2.2. Темп замены исходного генофонда

График построен в предположении максимальных генетических различий между мигрантами и коренным населением ($Q = 0$; $q_o = 1$)

Для прогнозирования динамики частот генов сцепленных с полом и митохондриальных локусов следует учитывать возможные гендерные различия в параметрах миграции. Для митохондриальных генов значение коэффициента m в формуле (1) соответствует только женской миграции; для генов, находящихся в Y-хромосоме, – только мужской, а для X-сцепленных генов формула (1) приобретает следующий вид:

$$q_t = [1 - (2/3 \times m_{\text{♀}} + 1/3 \times m_{\text{♂}})]^t (q_0 - Q) + Q, \quad (1a)$$

где $m_{\text{♀}}$ – коэффициент женской миграции, $m_{\text{♂}}$ – коэффициент мужской миграции.

Таким образом, в том случае, если параметр m для мужчин больше, чем для женщин, то наибольший темп замены будет характерен для Y-хромосомных генов, а далее темп изменений будет убывать в следующем порядке: аутосомные; сцепленные с X-хромосомой; митохондриальные локусы. Кроме того, скорость изменения частот генов, локализованных в Y-хромосоме, будет выше, чем митохондриальных генов, при условии, что мужская миграция отличается большей дальностью и более пестрым этническим составом мигрантов (в этом случае увеличивается разность между Q и q_0).

В принципе, к современным городским популяциям применимы обе представленные модели. С одной стороны, город можно рассматривать как открытую генетическую систему, внутривнутрипопуляционное разнообразие которой увеличивается за счет потока генов мигрантов (модель «мегаполис»). С другой стороны, практически любую городскую популяцию можно рассматривать как закрытую систему, подразделенную на ряд субпопуляций, в качестве которых выступают различные этнические или социальные группы населения (модель «изоляты»). Малые изолированные группы внутри этой системы могут накапливать значительный уровень инбридинга. Миграция между группами в виде смешанных браков уменьшает генетические различия между ними.

Коэффициент миграции может быть рассчитан на основе данных демографической статистики несколькими способами: 1) как доля неместных уроженцев в общей структуре населения по данным переписи; 2) как число прибывших за определенный год, умноженное на 25 (длина поколения) и деленное на среднегодовую численность населения за рассматриваемый период; 3) как доля мигрантов (неместных уроженцев) среди вступающих в брак; 4) как доля неместных уроженцев среди отцов и матерей, чьи дети родились в данном населенном пункте. Последний способ расчета наиболее качественно отражает генетический вклад мигрантов в популяцию, поскольку первые три способа опираются на сведения обо всех мигрантах, зарегистрированных в переписях или ежегодных демографических сводках, в том числе и о тех, кто не внес репродуктивный вклад в принимающую их популяцию.

2.2. Генетико-демографические аспекты миграционных процессов в городском населении

Давление миграции является преобладающим фактором популяционной динамики городского населения. Для Москвы на протяжении всей ее многовековой истории миграционные процессы были основным источником роста численности населения и главным фактором увеличения его генетического разнообразия. Особенно быстрыми темпами население Москвы росло со второй половины XIX в. (табл. 2.1).

Таблица 2.1. Динамика численности московского населения

Год	Население	Год	Население
1825	241 500	1956	4 847 000
1840	349 100	1959	5 085 581
1868	416 400	1970	7 061 008
1871	601 969	1979	8 010 954
1891	822 400	1989	8 967 232
1897	1 038 591	1994	9 066 612
1915	1 817 000	1998	9 604 297
1920	1 028 200	2002	10 382 754
1926	2 025 947	2010	11 503 501
1936	3 641 500	2012	11 612 943

Приток мигрантов резко усилился после крестьянской реформы 1861 г. и достиг максимума в годы Первой Мировой войны. Согласно данным переписей, в этот период уроженцами города являлись лишь 23 % мужчин и 33 % женщин. Коэффициенты миграции, рассчитанные на основе данных церковно-приходских книг как доля неместных уроженцев среди вступающих в брак, на рубеже XIX и XX вв. были чрезвычайно высокими: $0,7 < m < 0,8$ (Свежинский, Курбатова, 1999) (табл. 2.2). В то же время дальность перемещения мигрантов была невелика (в среднем 230 км) – наибольший вклад в генофонд москвичей вносили уроженцы самой Москвы, Московской губернии и близлежащих Нечерноземных губерний. Более или менее заметное влияние оказывала миграция из Черноземья, Поволжья, украинских, белорусских и северо-западных губерний. Вклад мигрантов из других регионов был совсем незначительным (менее 1 %). Такие особенности миграционных потоков обусловили абсолютное преобладание славянского компонента (96 %) в составе московского населения конца XIX в. (табл. 2.3).

Таблица 2.2. Динамика коэффициентов брачной миграции в некоторых городах
России и Украины

Город [источник данных]	Временной интервал					
	1865-1873	1892-1918	1955-1960	1967-1985	1985-1990	1990-2000
Москва ^{1,2}		0,76-0,78	0,76	0,40		0,38
Курск ^{3,4}	0,19	0,34	0,72	0,68	0,54	0,47
Города Курской обл. ³	0,14	0,26		0,74		0,62
Томск ⁵				0,78	0,63	
Города Томской обл. ⁶				0,75		
Кострома ⁷					0,54	
Города Костромской обл. ⁷					0,51	
Белгород ⁸			0,83		0,68	0,58
Харьков ⁹			0,74		0,58	0,50
Донецк ¹⁰			0,72		0,55	0,37
Полтава ¹¹			0,71		0,64	0,41
Луганск ¹²			0,69	0,54	0,47	0,36
Евпатория ¹³			0,80	0,75		0,66

Примечание: ¹ - Курбатова и др., 1997; ² - Свежинский, Курбатова, 1999; ³ - Васильева, 2002; ⁴ - Иванов и др., 1996; ⁵ - Кучер и др., 1994; Салюкова и др., 1997; ⁶ - Салюкова, 1993; ⁷ - Петрин, 1992; ⁸ - Атраментова, Филиппова, 2005а; ⁹ - Атраментова и др., 2002; ¹⁰ - Атраментова и др., 2000; ¹¹ - Атраментова, Филиппова, 1999; ¹² - Атраментова, Анцупова, 2007; ¹³ Атраментова, Мещерякова, 2007.

В 1955 г. среди вступающих в брак в Москве неместные уроженцы составили 76 %, т.е. коэффициент миграции составил ту же величину, что и на рубеже XIX и XX вв. (см. табл. 2.2), однако, средняя дальность перемещения мигранта увеличилась до 562 км. В 1980 г. коэффициент брачной миграции упал до 0,4, а дальность миграции возросла почти вдвое – до 1076 км, при этом увеличился вклад мигрантов из южных и восточных регионов СССР (Курбатова и др., 1984). Население Москвы по-прежнему обнаруживает наибольшее генетическое сходство с населением Центрального р-на РСФСР (Калабушкин и др., 1982).

В начале 1990-х годов по официальным данным миграционный прирост впервые за весь послевоенный период стал отрицательным.

Таблица 2.3. Динамика этнического состава москвичей (в %)

Национальность	1897 ¹	1926 ¹	1955 ²	1980 ²	1989 ¹	1994-95 ²	1994 ¹	2002 ¹	2009 ³	2010 ¹
Русские	95.0	87.83	88.78	88.66	89.72	85.78	90.51	84.83	85.37	86.33
Украинцы	0.4	0.80	2.90	2.91	2.85	3.34	2.43	2.44	2.39	1.34
Белорусы		0.65	1.34	0.74	0.82	0.61	0.68	0.57	1.49	0.34
Грузины	0.0	0.10	0.17	0.21	0.22	1.54	0.30	0.52	1.79	0.34
Армяне	0.2	0.32	0.41	0.88	0.50	2.24	0.67	1.20	1.49	0.93
Евреи	0.5	6.51	2.56	1.84	1.97	1.21	1.48	0.76	2.09	0.46
Татары	0.4	0.85	1.29	2.20	1.77	1.29	1.95	1.60	1.79	1.30
Азербайджанцы	0.0	0.01	0.17	0.31	0.23	1.02	0.26	0.92	1.19	0.50
Немцы	1.7	0.43	-	-	0.05	-	0.04	0.05	-	0.05
Другие	1.8	2.50	2.38	2.25	1.87	2.97	1.68	7.11	2.40	8.41

Примечание: ¹⁾ Состав населения представлен по данным переписей 1897 г., 1926 г., 1989 г., 1994 г., 2002 г. и 2010 г. ²⁾ Состав населения представлен по нашим данным о лицах, заключивших браки в Москве в разные годы. ³⁾ Состав населения представлен по данным анкет, собранных в ходе нашего исследования. Прочерк – нет данных.

В последующие годы сальдо миграций стало вновь положительным, но по сравнению с предшествующим десятилетием прирост стал значительно меньше (примерно 60 тыс. чел. ежегодно) (рис. 2.3). Есть основания полагать, что учет прибывших в Москву страдает неполнотой – по экспертным оценкам число нелегальных (незарегистрированных) мигрантов в столице составляет до 2 млн. чел., еще столько же ежедневно приезжает на работу из пригородов (маятниковая миграция) (wikipedia.org/wiki/население_Москва). В связи с этим данные по брачной миграции, хотя и требуют трудоемкого сбора и анализа, все же представляются более информативными в генетическом плане. Для вступающих в брак в 1994-1995 гг. коэффициент миграции составил 0,38, (т.е. он практически не снизился по сравнению с 1980-ми годами), при этом доля мигрантов у мужчин – 40 % несколько больше, чем у женщин – 36 % (Курбатова и др., 1997).

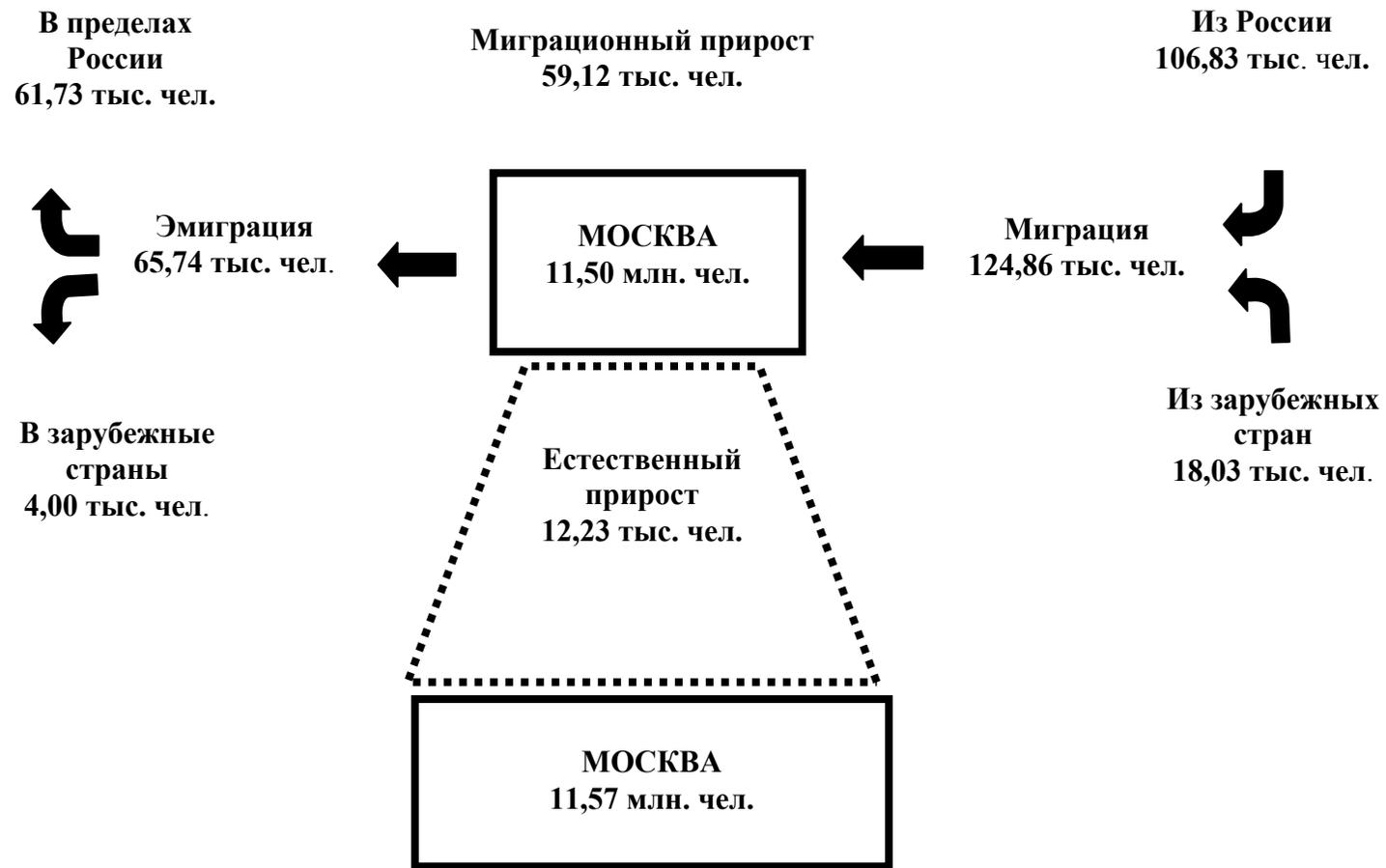


Рис. 2.3. Демографические процессы в населении Москвы в 2011 году

В 1990-е годы заметно изменились пространственно-географические параметры миграции – в потоке мигрантов уменьшилась доля уроженцев всех регионов России (за исключением Северо-Кавказского, Уральского и Северо-Западного, а также Московской обл.) и возросла доля выходцев из республик прежнего СССР (за исключением Белоруссии). Особенно резко возрос вклад в генофонд московской популяции уроженцев Закавказья – по сравнению с 1980 г. – в 3 с лишним раза, с 1955 г. – почти в 15 раз. Средняя дальность миграции увеличилась до 1175 км (Победоносцева и др., 1998). Миграционные процессы имеют ярко выраженные гендерные особенности: среди мигрантов из некоторых регионов наблюдается неравное соотношение полов – из Московской обл. прибывало больше женщин, а из Закавказья, Средней Азии и с Северного Кавказа – мужчин (Победоносцева и др., 1998; Свежинский и др., 1999), в связи с чем мужская миграция отличалась не только большей интенсивностью, но и большей дальностью.

Согласно итогам Всероссийской переписи населения 2002 г. (Т. 10, 2005), лица, родившиеся не в Москве, составляли примерно 47 % от всех жителей столицы, что соответствует коэффициенту миграции $m = 0,47$ (расчёт по первому из указанных выше способов). Таким образом, в начале XXI в. интенсивность миграционного потока в столицу возросла, по сравнению с 1990-ми годами. Расчет параметров миграции по данным анкетирования жителей Москвы (Курбатова и др., 2013) показал дальнейшее увеличение коэффициента миграции ($m=0,49$) при некотором уменьшении среднего радиуса миграции до 774 км.

Динамика коэффициента миграции и среднего миграционного расстояния в Москве за столетний период (рис. 2.4) носит взаимно-зеркальный характер: при высоких коэффициентах миграции в начале XX в. средний радиус миграции был невелик, в конце XX в. при уменьшении миграционного притока в Москву радиус миграции был максимален.

К сожалению, исключение графы «национальность» из паспортных данных, начиная с конца 1990-х годов, не позволяет анализировать этнический состав мигрантов на основе данных текущей демографической статистики и материалов ЗАГС.

Динамика коэффициентов миграции по другим городам России и Украины демонстрирует единую с Москвой тенденцию (табл. 2.2): вплоть до 60-х годов XX в. отмечаются чрезвычайно высокие коэффициенты миграции ($0,7 < m < 0,8$), соответствующие этапу стихийного, неограниченного роста городских популяций; затем коэффициенты миграции снижаются до 0,4 – 0,5, что отражает введение мер по регулированию численности городского населения и экономический кризис городов. При таких масштабах миграции генофонд популяции практически полностью обновляется за несколько поколений: при $m = 0,8$ – за три; при $m = 0,4$ – за восемь поколений (рис. 2.2). В каждом городе динамика

генетической структуры будет зависеть от соотношения частот генов у коренного населения (q_0) и у мигрантов (Q), которое определяется этнотерриториальными параметрами миграции. Здесь следует учитывать, что при общей тенденции к увеличению дальности миграции, каждый город имеет свою специфику миграционных связей, зависящую от размера города и его значения для территории. Москва по-прежнему является центром миграционного притяжения для всего населения бывшего СССР, а Курск (Васильева, 2002) или Кострома (Гинтер и др., 1992) – только для своей области, Томск – для Западной Сибири (Кучер и др., 1994). Зона миграционного притяжения Петербурга традиционно охватывает Северо-Западный и Северный регионы страны (Юхнёва, 1984). Минск является центром миграционного притяжения населения Минской области; наиболее обширна территория миграционного притяжения у Харькова – помимо своей области он притягивает население ближайших областей Украины (Донецкой, Луганской) и России (Белгородской и Курской); всего из Украины происходят лишь 78% жителей Харькова, 17% – из России (Курбатова и др., 2013). Наибольшие миграционные расстояния (в среднем 3865 км) были характерны для промышленных городов Сибири и Дальнего Востока (Курбатова, Победоносцева, 1992).

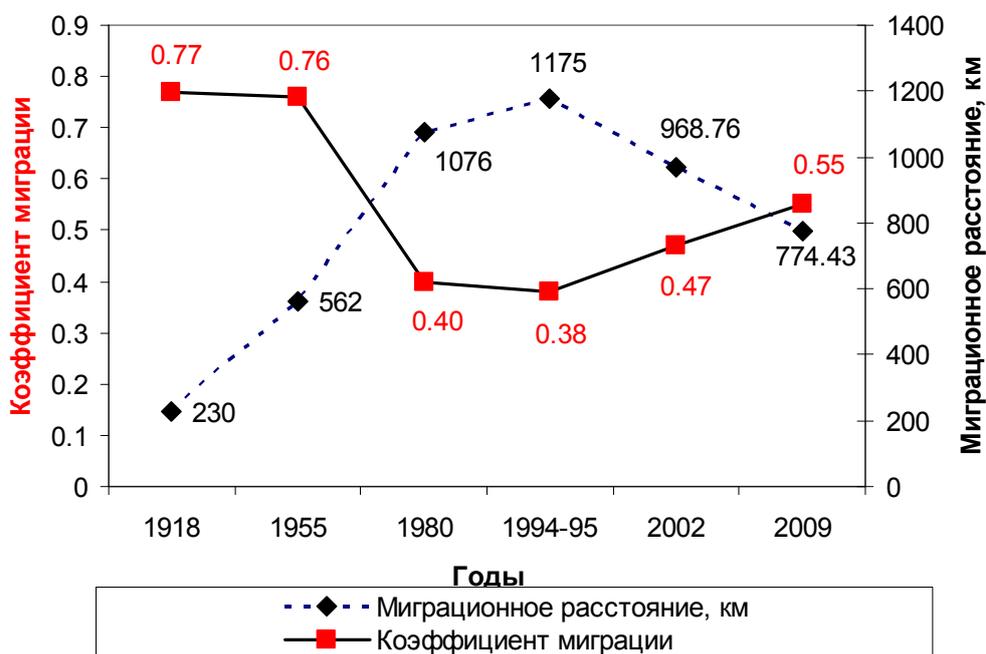


Рис. 2.4. Динамика коэффициента брачной миграции и среднего миграционного расстояния в Москве за столетний период

Наиболее адекватной моделью, учитывающей географические параметры миграции, является модель Малекко (Morton, 1977), предполагающая, что степень генетических различий между индивидуумами является функцией расстояния между местами их

рождения (d):

$$\varphi(d) = ae^{-bd},$$

где e – основание натурального логарифма, a и b – параметры модели.

Примененный нами вариант этой модели основывается на расчете расстояний от Москвы мест рождения женихов и невест, вступающих в брак в столице; при этом предполагается, что они соответствуют расстояниям между местами рождения родителей и их будущих детей (расстояния «родитель-потомок»). В таблице 2.4 приведены оценки следующих параметров: \bar{d} и s – среднее арифметическое и среднее квадратическое расстояния (в км) между местами рождения родителей и детей; $m_l = P(d_i > 4s)$ – доля "дальних" миграций; s' – среднее квадратическое расстояние для "ближних" миграций ($d_i < 4s$); $k = P(s'/10 < d_i < 4s)$ – доля "ближних" миграций; $m_e = \sqrt{m_l(m_l + 2k)}$ – эффективная миграция; $b = \sqrt{2m_e} / s'$ – степень изоляции расстоянием.

Для московской популяции были рассчитаны параметры модели для нескольких временных когорт (Победоносцева и др., 1998; Свежинский, Курбатова, 1999) (табл. 2.4). На рубеже XIX и XX вв. средний радиус миграции (s) составлял 330 км, т.е. охватывал практически всю территорию современного Центрального района, а радиус московской популяции $r = s'/10 = 28$ км, что позволяет отнести к ней и часть территорий Московского и соседних с ним уездов. Параметр b , измеряющий степень изоляции расстоянием, равнялся 0.0016, а генетически эффективная миграция (m_e) составила примерно $1/7$ от общего коэффициента миграции m . К середине XX в. величины s и r увеличились более чем в 2 раза, к концу века – в 3 раза. Согласно модели, в настоящее время к московской популяции следует относить все население прилегающих к столице территорий в радиусе 81 км, что примерно соответствует размерам московской городской агломерации и радиусу "маятниковой" миграции. Доля "ближних" мигрантов в 1955 г. была практически такой же, как и в дореволюционный период, хотя диапазон территорий, отнесенных к "ближним", существенно расширился. Однако к концу века "ближняя" миграция уменьшилась вдвое; доля "дальних" мигрантов (расстояния от Москвы больше 4 тыс. км) была максимальной в брачной когорте 1980 г. Степень изоляции расстоянием в середине XX в. по сравнению с его началом уменьшилась вдвое, к концу века – втрое. Интересно отметить, что при этом величина m_e за 100 лет практически не изменилась, хотя в настоящее время она составляет уже $1/4$ от величины m .

Параметры модели Малек, рассчитанные для некоторых городов Украины (Атраментова и др., 2002 а, б, в), в целом проявляют ту же временную тенденцию, что и в Москве (табл. 2.4), за исключением того, что в 1990-е годы степень изоляции расстоянием в

Донецке и Полтаве возрсла, по сравнению с 1980-ми годами.

Таблица 2.4. Основные параметры модели изоляции расстоянием Малеко в популяциях Москвы и некоторых городов Украины

Год заключения брака	\bar{d}	s	m_i	s'	k	m_e	b	m
Москва ¹								
1892-1918	194	332	0,0068 $d_i > 1329$	283	0,7628 $28 < d_i < 1329$	0,1021	0,0016	0,77
1897*	191	335	0,0071 $d_i > 1340$	281	0,7275 $28 < d_i < 1340$	0,1019	0,0016	0,74
1955	429	738	0,0081 $d_i > 2950$	607	0,7556 $61 < d_i < 2950$	0,1109	0,0008	0,76
1980	434	1049	0,0186 $d_i > 4200$	748	0,3852 $75 < d_i < 4200$	0,1211	0,0006	0,40
1994-1995	447	1033	0,0116 $d_i > 4130$	811	0,3685 $81 < d_i < 4130$	0,0932	0,0005	0,38
Полтава ²								
1960	274	814	0,0167 $d_i > 3256$	411	0,4600 $41 < d_i < 3256$	0,1251	0,00122	0,71
1985	390	941	0,0150 $d_i > 3764$	644	0,4571 $64 < d_i < 3764$	0,1180	0,00075	0,64
1995	249	808	0,0154 $d_i > 3232$	450	0,2970 $45 < d_i < 3232$	0,0968	0,00098	0,41
Донецк ³								
1960	452	882	0,0141 $d_i > 3228$	501	0,6194 $50 < d_i < 3528$	0,1329	0,00103	0,72
1985	381	984	0,0167 $d_i > 3936$	618	0,3703 $62 < d_i < 3936$	0,1124	0,00077	0,55
1992	308	903	0,0175 $d_i > 3612$	532	0,2656 $53 < d_i < 3612$	0,0981	0,00083	0,37
Харьков ⁴								
1960	325	820	0,0159 $d_i > 3280$	444	0,6968 $44 < d_i < 3280$	0,1498	0,00123	0,74
1985	425	1011	0,0183 $d_i > 4044$	604	0,4809 $60 < d_i < 4044$	0,1338	0,00086	0,58
1993	362	907	0,0141 $d_i > 3628$	577	0,4090 $58 < d_i < 3628$	0,1085	0,00081	0,50

* по данным переписи 1897 г. о местах рождения жителей Москвы;

¹ Свежинский, Курбатова, 1999; Победоносцева и др., 1998; ² Атраментова и др., 2002б;

³ Атраментова и др., 2002в; ⁴ Атраментова и др., 2002а.

Существенным ограничением рассмотренной выше модели является то, что она игнорирует этнический состав мигрантов, предполагая, что генетическая эффективность миграции зависит лишь от расстояния. Вместе с тем, очевидно, что для Москвы данное положение было бы справедливо лишь в том случае, если бы поток мигрантов состоял преимущественно из русских. Так и было еще в XIX в., когда московская популяция пополнялась в основном за счет уроженцев коренных русских губерний. Однако, в конце XX в. среди прибывающих в Москву русские составляли лишь 70 %, армяне – 5 %, грузины и азербайджанцы – по 2% (среди уроженцев города, соответственно – 95 %, 0,45 %, 0,17% и 0,03%). Особую миграционную привлекательность столица представляет не только для народов Закавказья и Северного Кавказа, но также и украинцев. Приток мигрантов, представляющих все национальности бывшего СССР и ряд народов зарубежной Азии, приводит к увеличению этнического, а, следовательно, и генетического разнообразия московской популяции. К противоположным результатам приводит эмиграция москвичей в страны дальнего зарубежья, которая при кажущейся незначительности в количественном отношении (по явно заниженным официальным данным – 10 тыс. в год), имеет ярко выраженный селективный характер в отношении национальности: из Москвы избирательно эмигрируют евреи, немцы, греки и армяне (Курбатова и др., 1997; Курбатова, 1998).

Резкие различия этнического состава мигрантов и коренного населения обуславливают неравномерный миграционный прирост этнических групп. Среднегодовые индексы миграционного прироста (рис. 2.5), рассчитанные на основе данных текущей миграционной статистики Мосгоркомстата (Курбатова, Победоносцева, 2004), показывают, что при сохранении современных тенденций можно ожидать увеличения представительства народов Северного Кавказа (чеченцев, ингушей, дагестанцев, осетин), Закавказья (армян, грузин, азербайджанцев), а также таджиков, украинцев и молдаван (значения индекса больше 1). Значительно сократится доля евреев и немцев (значения индекса меньше 1), вследствие их избирательной эмиграции. Более высокие индексы миграционного прироста характерны для народов, представляющих мусульманскую конфессию, причем для них характерно весомое преобладание мигрантов-мужчин (Курбатова и др., 2002).

Подобные тенденции характерны для большинства крупных городов России и страны в целом (Курбатова, Победоносцева, 2004), что приведет в долгосрочной перспективе к существенному изменению структуры генофонда населения.

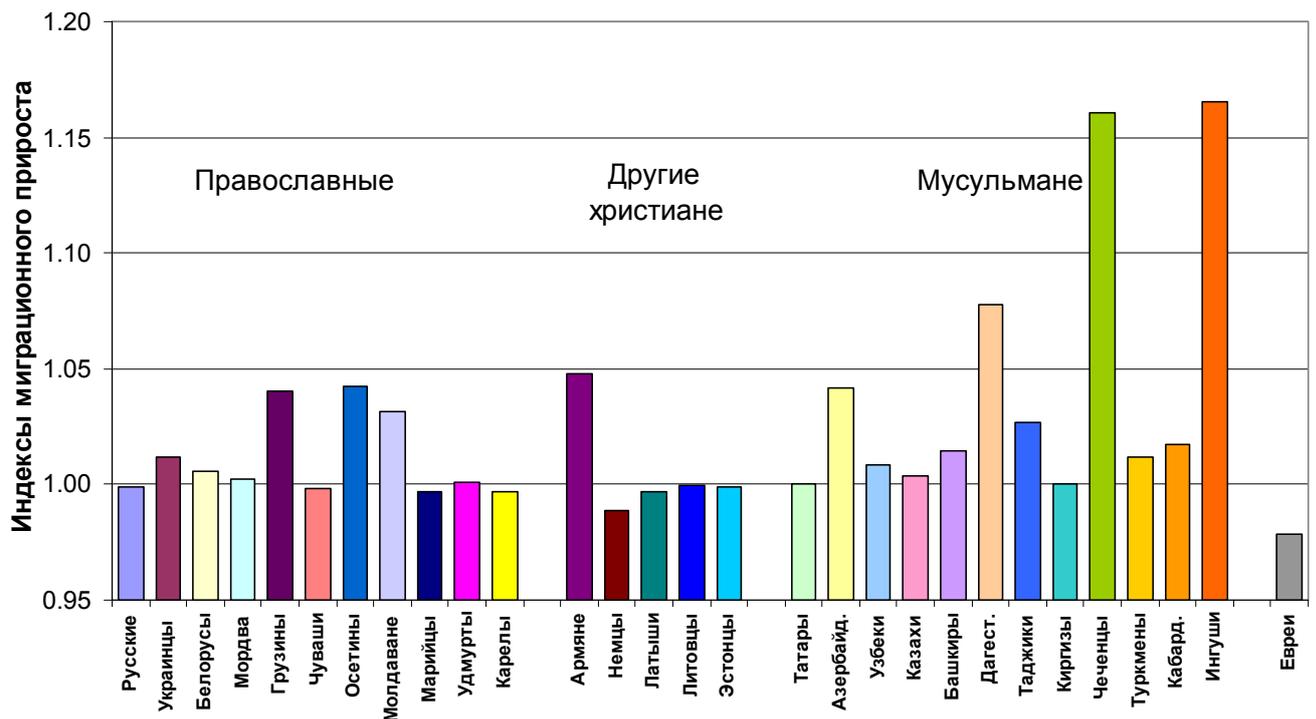


Рис. 2.5. Среднегодовые (с 1994 по 1999 г.) индексы миграционного прироста этнических групп Москвы

2.3. Прогноз динамики частот конкретных генов под воздействием миграции

На основе данных о частотах генетических маркеров в различных этнических группах и регионах бывшего СССР, материалов миграционной статистики Госкомстата РФ и с использованием формул (1) и (1а) разработан прогноз динамики частот нескольких аутосомных генов и одного гена, сцепленного с X-хромосомой, в населении Москвы под воздействием миграции (рис. 2.6 и 2.7). При этом были использованы коэффициенты миграции, рассчитанные по данным о брачной структуре московской популяции середины 1990-х годов: $m = 0,38$; $m_{\text{♀}} = 0,36$; $m_{\text{♂}} = 0,40$ (Курбатова и др., 1997). Частоты генов у мигрантов рассчитаны как средневзвешенная величина по всем компонентам миграции: $Q = \sum Q_i f_i$, где Q_i - частота гена в этнической или региональной группе (Рычков и др., 2000; Банк данных ИОГен РАН «Генофонд»), f_i – доля представителей этой группы в общем потоке прибывших в Москву (по данным миграционной статистики Мосгоркомстата). Частоты генов у москвичей взяты из публикаций (Курбатова, 1996; Алтухов и др., 1981; Икрамов и

др., 1986; Рычков и др., 2000).

Расчеты показывают, что в долговременной перспективе в московской популяции можно ожидать увеличения частоты аллеля O системы групп крови ABO (рис. 2.6 а) и уменьшения частот аллеля d системы групп крови Rhesus (и, соответственно, уменьшения доли резус-отрицательных лиц) и аллеля A локуса кислой фосфатазы эритроцитов (ACRP1*A) (рис. 2.6 б). Прогнозируется увеличение частоты аллеля GC*1 группоспецифического компонента – сывороточного белка, функциональная роль которого в организме связана с транспортом витамина D3 (рис. 2.6 в). Данный вывод представляет особый интерес, поскольку аллель GC*1 обуславливает более высокую продукцию белка и, соответственно, лучшее связывание витамина D3. Частоты аллелей локуса GC коррелируют с географической широтой местности и среднегодовой температурой. По мнению ряда авторов, более высокая частота аллеля GC*1 у темнопигментированных групп населения компенсирует слабое проникновение ультрафиолетовых лучей в глубокие слои кожи (Спицын, 1985). Таким образом, прогнозируемая для Москвы динамика частот аллелей локуса GC косвенно свидетельствует о постепенном замещении коренного населения умеренных широт выходцами из более южных регионов.

Наиболее выраженная динамика ожидается для частоты аллеля GD- локуса, контролирующего синтез эритроцитарного фермента глюкозо-6-фосфат-дегидрогеназы и локализованного в X-хромосоме (рис. 2.6 г). Данный локус интересен тем, что его полиморфные варианты имеют ярко выраженный селективный характер. Мужчины, обладающие аллелем GD- (на самом деле это совокупность аллельных форм), и гомозиготные женщины обладают сниженной активностью фермента. При обычных условиях недостаточность G6PD редко имеет клинические проявления, однако, прием ряда лекарственных препаратов и пищевых продуктов (конских бобов) может спровоцировать острую гемолитическую анемию (Бочков, 1997). Ареал высокой частоты аллеля GD- в популяциях человека совпадает с распространением очагов малярии, что позволило выдвинуть гипотезу о защитном механизме данного ферментативного дефекта. В пределах Северной Евразии наиболее высокие частоты G6PD-недостаточности характерны для народов Кавказа (особенно азербайджанцев) и Средней Азии (Рычков и др., 2000). В результате значительного притока мигрантов из этих регионов частота аллеля GD- в Москве за 10 поколений возрастет более чем в 5 раз (рис. 2.6 г) и в результате каждый сотый мужчина будет носителем данной энзимопатии, а одна из каждых пятидесяти женщин будет гетерозиготна по этому варианту.

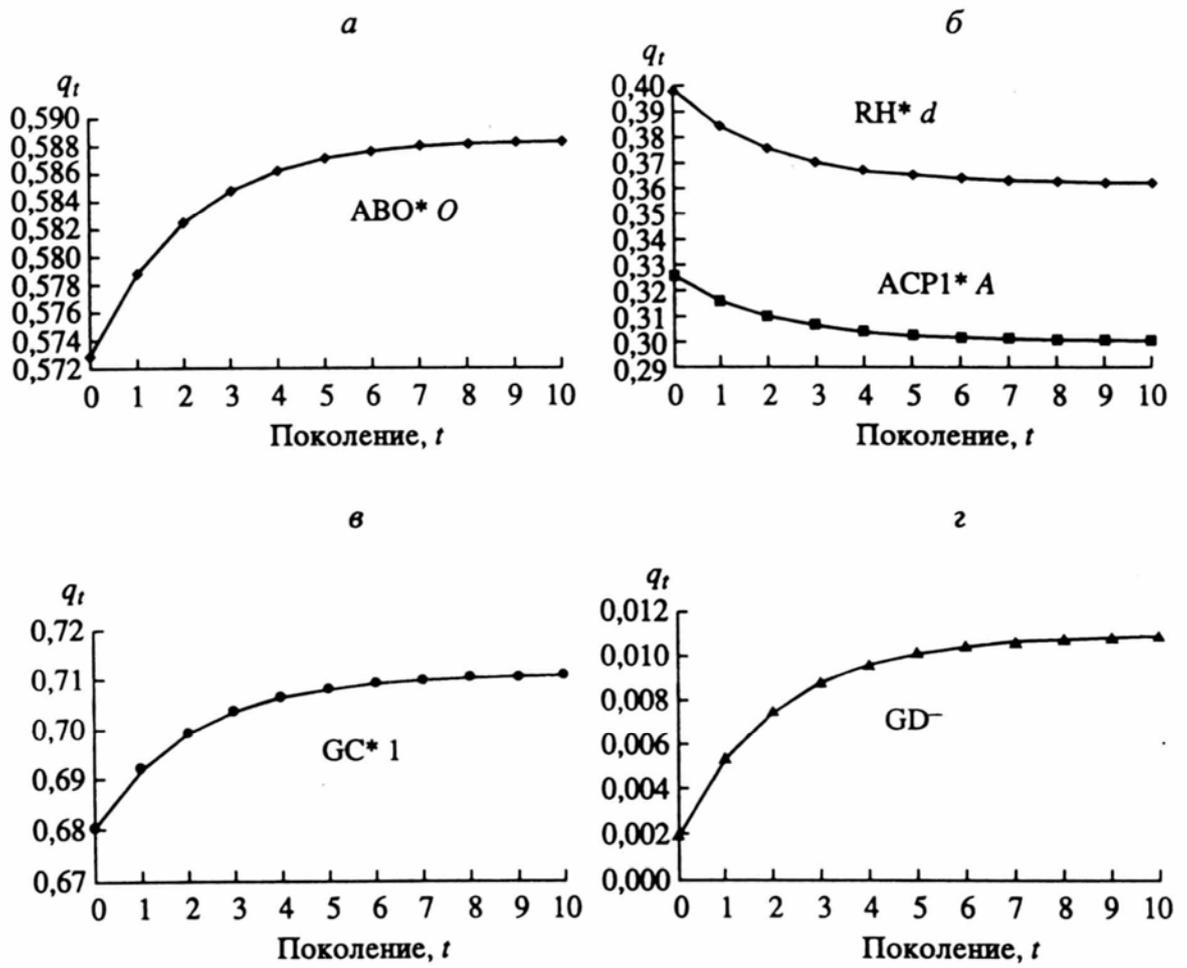


Рис. 2.6. Динамика частот аллелей в поколениях москвичей под воздействием миграции

Аналогичная динамика прогнозируется и для других малярийно-зависимых систем генетического полиморфизма, в частности, для бета-талассемии (рис. 2.7). Бета-талассемия - редкое наследственное гематологическое заболевание. Лица, имеющие по две копии соответствующего гена, страдают от тяжелой анемии и редко доживают до взрослого состояния, поскольку для поддержания жизни постоянно нуждаются в переливании крови и пересадке костного мозга. Кроме того, значительная доля лиц, обладающих только одной копией этого гена (гетерозиготные носители), также имеет серьезные отклонения от нормы, обостряющиеся в условиях стресса и экстремальных нагрузок. Генетическая природа заболевания – мутация гена, контролирующего синтез гемоглобина. Предполагают, что эта мутация в гетерозиготном состоянии защищает человека от малярии и поэтому распространилась в странах "малярийного пояса" (в Европе – это Средиземноморский регион) (Фогель, Мотульски, 1989). Благодаря исследованиям А.Ю. Асанова (1997) выявлена картина распространенности бета-талассемии в населении бывшего СССР. В большинстве регионов России, Белоруссии, Украины и Прибалтики частота гена бета-талассемии крайне мала (1×10^{-3}), поэтому эта болезнь здесь практически неизвестна (теоретически ожидаемая частота 1 больной на миллион населения). В то же время в республиках Средней Азии и Закавказья распространенность этого гена намного выше, например, в Азербайджане – в 20 раз. Расчеты показывают, что в результате миграции населения из этих республик частота гена бета-талассемии за 10 поколений может увеличиться в Москве – в 3 раза, в России – в 6 раз (рис. 2.7), при этом число больных возрастет, соответственно, в 12 и 23 раза. Даже в этом случае бета-талассемия останется редким заболеванием, однако число гетерозиготных носителей составит уже значительную величину – 77 тыс. в Москве и 1761 тыс. в России.

Важно отметить, что приведенный расчет выполнен для одной конкретной патологии, для которой имеются надежные данные о распространенности в регионах бывшего СССР, и поэтому может рассматриваться как модельный для будущих исследований. На сегодняшний день известно уже несколько тысяч наследственных заболеваний, обусловленных генными мутациями (Пузырев, Степанов, 1997), многие из которых встречаются с неодинаковой частотой в разных этнических группах. При относительной редкости каждой отдельно взятой патологии, их суммарный вклад в величину генетического груза популяции может быть весьма существенным. Проблема изменения спектра наследственной патологии актуальна не только для России, например, в Германии, принявшей несколько миллионов мигрантов из Турции, Италии, Греции, стран Ближнего Востока и Африки, рост числа случаев бета-талассемии зарегистрирован еще в начале 1980-х годов (Holzgreve, 1992). Заметное изменение частот некоторых наследственных заболеваний вследствие притока мигрантов из Азии и Африки отмечено в Великобритании и ряде других стран (Minority Populations, 1992).

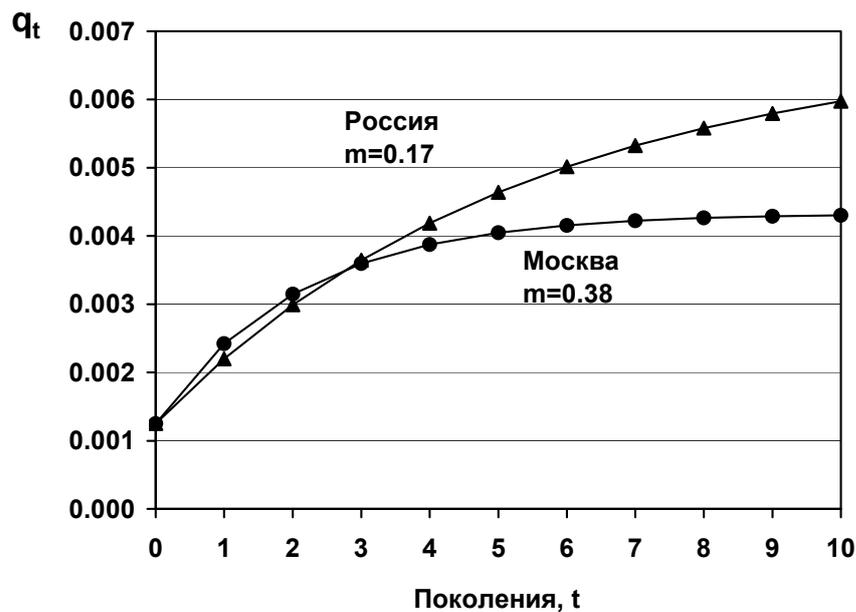


Рис. 2.7. Динамика частоты гена β -талассемии в поколениях населения Москвы и России

Миграционные потоки могут изменять частоты не только обычных генных маркеров и моногенных патологий, но и генов, предрасполагающих к развитию заболеваний, в том числе, и инфекционных. Выявлен ряд мутаций, повышающих устойчивость к СПИДу, среди них – делеция в локусе хемокинового рецептора (*CCR5del32*); эти находки стимулировали исследования распространенности таких мутаций в различных популяциях и этнических группах (Лимборская и др., 2002). Наши расчеты показывают, что в результате притока мигрантов из регионов, где эта делеция практически отсутствует, в московской популяции ее частота будет постепенно падать (рис. 2.8).

Прогноз изменения частот наследственной патологии под воздействием миграции может служить основой для своевременного планирования объема и характера специализированной медицинской помощи и целенаправленной подготовки специалистов. Прогноз динамики нормальной генетической изменчивости (группы крови, полиморфные биохимические и ДНК-локусы) важен для понимания общих тенденций изменения генофонда популяции.

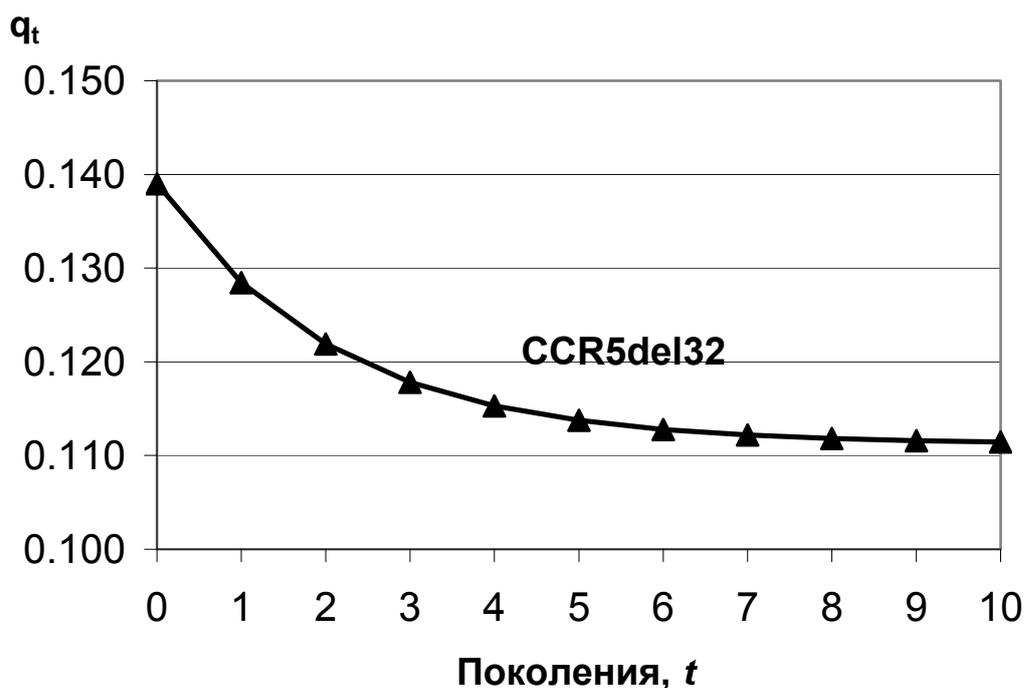


Рис. 2.8. Динамика частоты делеционного аллеля *CCR5del 32* в поколениях москвичей под воздействием миграции

2.4. Социально-демографические и генетические последствия миграции

Краткое рассмотрение современных особенностей миграционных процессов в России показывает, что они оказывают как положительное, так и отрицательное воздействие на генетико-демографическую структуру городского населения.

Социально-демографические последствия. Принимая во внимание сложившуюся в России демографическую ситуацию, внутренние источники роста численности ее городского населения можно считать близкими к исчерпанию и пополнение следует ожидать лишь из-за рубежа страны. **Главным позитивным эффектом миграции можно считать тот факт, что в условиях характерного для современной России суженного воспроизводства, она является единственным фактором, препятствующим депопуляции.** По расчетам демографов (Вишневский, Андреев, 2001), для поддержания неизменной численности населения России на протяжении последующих 50 лет необходим миграционный прирост в размере от 35 млн. чел. (примерно 690 тыс. в год) – в случае наиболее благоприятной эволюции рождаемости и смертности – и до 69 млн. (1,4 млн. в год) при их неблагоприятной динамике. Для того чтобы обеспечить устойчивый рост населения страны на 0,5 % в год, миграционный прирост должен составить от 76 до 118 млн. чел за 50 лет, или от 1,5 до 2,4

млн. ежегодно. Вопрос о том, насколько реалистичны эти прогнозы и в состоянии ли российское общество «переварить» такое количество мигрантов, выходит за рамки нашей темы. В то же время, очевидно, что последствия будут зависеть не только от масштабов, но и от качественного состава мигрантов.

Вся русская диаспора в "ближнем зарубежье" оценивается в 25 млн. чел. и теоретически может быть исчерпана за 25 лет. Всего за период с 1989 по 2000 гг. в Россию репатриировалось лишь примерно 13 % русских, оказавшихся после распада СССР в "ближнем зарубежье" (эта доля значительно варьирует по республикам – Армению, Азербайджан, Грузию и Таджикистан покинуло около половины проживавших там русских, другие республики Средней Азии – четверть, а Белоруссию и Украину – только 1-3 %) (Население России, 2000). Таким образом, очевидно, что суммарный миграционный потенциал русских ближнего зарубежья, даже при его полной мобилизации, не в состоянии восполнить депопуляцию в России и, следовательно, разработанные демографами сценарии миграционного прироста могут быть обеспечены только за счет притока коренного населения республик бывшего СССР и развивающихся стран Азии и Африки.

Не вызывает сомнения то обстоятельство, что многомиллионный приток выходцев из ближнего и дальнего зарубежья в Россию окажет кардинальное воздействие на все стороны жизни российского общества и приведет к значительному изменению этнического и конфессионального состава населения. Этот процесс уже заметно обозначился в ряде регионов – так, южные регионы (Краснодарский и Ставропольский края) активно заселяются армянами и турками-месхетинцами; прикаспийские территории – казахами; Дальний Восток и Приморье – китайцами. Наиболее значительно увеличивается этническое разнообразие населения крупных городов, где мигранты заполняют бреши на «рынке труда».

С другой стороны, в результате выбытия представителей «нетитульных» этносов некоторые национальные республики в составе РФ становятся практически моноэтническими (в Ингушетии удельный вес русских уже упал до 2 %, в Дагестане – до 4,7 %) (Курбатова и др., 2012). Такие же процессы характерны и для большинства новых государств «ближнего зарубежья».

Миграция носит избирательный характер не только в отношении национальности. Мигранты отличаются от оседлой части популяции по половозрастному составу (чаще всего, преобладают молодые мужчины) и в отношении ряда других генетически-значимых демографических (уровень образования, профессия) и личностных характеристик (социальная активность, уровень интеллекта). В 1990-е годы уровень образования мигрантов, прибывающих в Россию, был в среднем выше, чем у местного населения, в основном за счет русских репатриантов из стран «ближнего зарубежья», среди которых была достаточно

высока доля лиц с высшим и средним специальным образованием (последнее заключение не справедливо для Москвы, где образовательный уровень коренного населения в среднем выше, чем у прибывающих мигрантов).

Как пример селективной миграции можно рассматривать эмиграцию, которая приводит не только к уменьшению численности населения, но и к потере этнического разнообразия. Избирательная эмиграция представителей определенных этнических групп приводит к заметному уменьшению их удельного веса в населении страны. Кроме того, эмиграция сопровождается «утечкой умов», вследствие того, что образовательный уровень эмигрантов, как правило, выше чем в популяции в целом: например, для Москвы доля лиц с высшим образованием среди эмигрантов составляла 50 %, а в популяции в целом – 30 % (Курбатова и др., 1997). Выезд наиболее образованной части населения за рубеж наносит ущерб трудовому, интеллектуальному и культурному потенциалу общества.

Генетические последствия. Пестрота этнического состава мигрантов, которые представляют гены всех этнотерриториальных групп прежнего СССР, а в последнее время - и ряда стран зарубежной Азии, может обусловить увеличение внутривнутрипопуляционного генетического разнообразия городского населения сверх оптимального уровня. Прогнозируется изменение частот некоторых генетических маркеров (в частности, групп крови) и изменение спектра наследственных болезней (Курбатова и др., 2000; Курбатова, 2001; Курбатова, Победоносцева, 2004, 2006). При этом уровни гетерозиготности по отдельным локусам меняются разнонаправлено (см. рис. 2.6, 2.7, 2.8), однако в целом следует ожидать увеличения среднего уровня гетерозиготности городских популяций. Наиболее значительный прирост гетерозиготности ожидается для локусов, контролирующих системы малярийно-зависимых полиморфизмов (гемоглобинопатии, недостаточность G6PD), поскольку такие аномальные варианты белков практически отсутствуют у русских и встречаются с повышенной частотой у коренного населения Кавказа и Средней Азии.

Что касается межпопуляционного генетического разнообразия, то его динамика трудно предсказуема. С одной стороны, если поток «разноплеменных» мигрантов из стран ближнего и дальнего зарубежья будет распределяться равномерно по городам России, то на фоне увеличения разнообразия внутри каждой городской популяции, межпопуляционное разнообразие может сохраниться на прежнем уровне или даже уменьшиться. С другой стороны, в связи с уменьшением объёма внутренней миграции в России можно ожидать увеличения уровня генетических различий между регионами, который, согласно модели «изоляты», обратно-пропорционален интенсивности миграции. Дифференциальное выбытие представителей «нетитульных» национальностей из ряда республик в составе РФ, приводящее к более выраженной дифференциации этнического состава регионов страны,

также приведет к увеличению генетических различий между регионами.

Однозначно неблагоприятна с генетической точки зрения селективная эмиграция представителей отдельных этнических групп, наиболее образованных и квалифицированных кадров, обедняющая генетическое разнообразие городских популяций и приводящая к "утечке мозгов". А если учесть, что уровень интеллекта на 80 % определяется генетическими факторами (Фогель, Мотульски, 1990), то становится очевидной и угроза генетической безопасности страны. В то же время массовая миграция из села в город, благодаря своей селективности, благоприятно сказывается на генофонде городского населения и неблагоприятна для сельского – из села уезжают наиболее активные и дееспособные люди, «увозя с собой» свои гены.

Отдельного рассмотрения заслуживает **проблема адаптации "дальних" мигрантов**, которая имеет не только социальные, но и генетические аспекты. Поскольку генофонды коренного населения любого региона сформировались в процессе длительного эволюционного приспособления к конкретным условиям среды (Рычков, Балановская, 1996), то миграция может приводить к снижению адаптации. Образно говоря, то, что было хорошо "там" и "тогда", может стать неадекватным "здесь" и "теперь". В результате резкой смены "экологической ниши" значительно возрастает общая заболеваемость как взрослого, так и детского контингента мигрантов (Дуброва, Шенин, 1992), что приводит к обратному оттоку пришлого населения. Исследования, проведенные в городах северо-восточных регионов России, показали, что приживаемость мигрантов на новом месте выше в том случае, если они по своей генетической конституции схожи с коренным населением (Соловенчук, 1992). Миграция последних десятилетий часто носит стрессовый характер (беженцы и вынужденные переселенцы), что приводит к обострению проблем адаптации на новом месте (городские жители бывших союзных республик направляются в сельскую местность средней полосы России). Одним из способов адаптации мигрантов к иноэтничной среде является их сплочение в пределах одной локальности – этот механизм характерен в основном для представителей коренного населения Кавказа, Средней Азии и стран зарубежной Азии, что приводит к формированию в российских городах и в сельской местности территорий с повышенной концентрацией определенной этнической группы и выходцев из определенных регионов.

Поскольку культурная ассимиляция мигрантов в городах представляет собой длительный процесс, то отдельные группы пришлого населения могут быть долгое время частично изолированными в генетическом отношении, что приводит к нарушению панмиксии городских популяций (это возвращает нас к модели «изоляты»). Поэтому масштабы миграции, увеличивающие генетическое разнообразие, лишь создают

предпосылки для увеличения наблюдаемой гетерозиготности, но не могут сами по себе являться показателем аутбридинга. Процессы перемешивания этого генетического разнообразия и, следовательно, уровень индивидуальной гетерозиготности городских жителей, будут во многом зависеть от степени генетической подразделенности популяции, проявляющейся в структуре браков. Рассмотрению этих факторов посвящены два следующих раздела.

ГЛАВА 3. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ПОДРАЗДЕЛЕННОСТЬ ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ

3.1. Теоретические предпосылки

Городское население традиционно рассматривается как модель большой панмиксной популяции, предполагающая случайное образование брачных пар в отношении всех генетически-значимых признаков. В действительности городские популяции обладают сложной инфраструктурой, обуславливающей некоторую степень подразделенности их генофондов (модель «изоляты»). Подразделенная система, в принципе, более устойчива, чем деструктурированная (Рычков, 1979; Алтухов, 2003; Рычков, Балановская, 1996). Одним из факторов, нарушающих генетическую целостность городской популяции является **пространственно-территориальная подразделенность**, вызванная неоднородностью расселения на городской территории представителей разных профессиональных и этнических групп или выходцев из различных регионов. В крупных городах дальние мигранты издавна стремились консолидироваться в пределах одной локальности, что, очевидно, облегчало их адаптацию к иной этнокультурной среде. Так образовывались жилые кварталы с повышенной концентрацией представителей отдельных этнических групп или рас (разноэтничные «махалля» в древних среднеазиатских городах, «Чайна-таун» или «Гарлем» в США). Пространственно-территориальная подразделенность приводит к нарушению панмиксии только в том случае, если браки заключаются по соседству. Другой вид внутрипопуляционной подразделенности, особенно заметно проявляющийся в популяциях крупных городов, – **положительная брачная ассортативность** – вызван стремлением заключать браки по принципу «подобное с подобным» (Susanne, 1979; Соколовский, 2004). Такая подразделенность носит «виртуальный» характер, поскольку не имеет зримого материального воплощения в городском пространстве – ее можно выявить лишь при изучении структуры браков. В многонациональном городе, даже при равномерном расселении, как правило, существуют этнокультурные, религиозные и сословные барьеры, что оборачивается не только социальной, но и генетической изоляцией отдельных групп населения (Свежинский, Курбатова, 1999; Прудникова и др., 2013). Положительная брачная ассортативность характерна не только для этнодемографических (возраст, национальность, место рождения, профессия, уровень образования), но и для многих морфофизиологических признаков (рост, цвет кожи, глаз, волос) и личностных характеристик (уровень интеллекта) (Spuhler, 1968; Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971). Репродуктивные барьеры могут быть и следствием некоторых наследственных и приобретенных дефектов, ограничивающих круг потенциальных брачных партнеров – в качестве примера можно привести избирательные

браки между глухонемыми, лилипутами или карликами, а также лицами, страдающими психическими заболеваниями или ставшими инвалидами в результате травм. Положительная брачная ассортативность всегда приводит к нарушению панмиксии и имеет последствия аналогичные инбридингу в том случае, когда признаки, по которым подбираются брачные партнеры, имеют генетическую основу. Наиболее очевидно это для признаков с аутосомно-рецессивным типом наследования (например, браки между глухонемыми поддерживают высокую частоту этого дефекта в популяции). Напротив, избегание браков между гетерозиготными носителями таких рецессивных дефектов как фенилкетонурия, серповидно-клеточная анемия, талассемия (по сути – отрицательная брачная ассортативность по генотипу) может рассматриваться как мера профилактики наследственных заболеваний у потомков (Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971). Есть примеры и обратного рода – положительная брачная ассортативность рецессивных лиц благоприятно сказалась бы на состоянии здоровья потомства. Положительная ассортативность по полигенным количественным признакам увеличивает аддитивную компоненту их изменчивости. Подбор пар по многим этнодемографическим признакам также может быть генетически-значимым явлением, поскольку эти характеристики часто сопряжены с генетическими различиями, что может обусловить вторичную ассортативность по фенотипическим признакам.

3.2. Пространственно-территориальная подразделенность городской популяции (на примере Москвы)

Известно, что в средние века Москва обладала своеобразной этнической топографией – существовали отдельные слободы и участки территорий с преобладанием армянского, грузинского, татарского населения, выходцев из стран Западной Европы (Немецкая слобода), Белоруссии и Литвы (Мещанская слобода) (Белов, Кеймах, 2010). В городской топонимике отражалась и дифференциация населения по роду профессиональной деятельности (Кожевники, Сокольники, Хамовники, Котельники, Мясницкая, Гончарная, Ямская, Поварская, Мытная, Кузнецкий мост, переулки – Каретный, Столешников, Хлебный, Скатертный и т.д.). Некоторые следы неоднородности расселения москвичей сохранились и в более поздние времена.

Материалы переписей 1882 и 1897 гг. позволили оценить степень пространственной подразделенности московской популяции в конце XIX в. по этническому, конфессиональному, сословному и региональному (место рождения) признакам (Свежинский, Курбатова, 1999; Курбатова и др., 2002; Курбатова, Победоносцева, 2004, 2006). Для наглядного представления этноконфессиональной и этнодемографической топографии города нами использован индекс неоднородности расселения $I_{ik} = (X_{ik} - X_i) / X_i$,

где X_{ik} – частота i -той этнической, конфессиональной или региональной группы в k -той субпопуляции (части города); X_i – частота данной группы в популяции в целом. Положительные значения индекса свидетельствуют об избирательной концентрации («сгущении») отдельных групп в данной части города.

В 1882 г. этническая топография Москвы, подразделенной в административном отношении на 17 «полицейских частей» (далее – части), была отчетливо выражена (рис. 3.1). Наибольшие «сгущения» обнаруживают евреи, армяне и татары. Очевидно, что этнические меньшинства концентрировались преимущественно в центральных частях города (чч. 1-7) и, как следствие, – в этих районах снижена доля русского населения. Аналогичная закономерность была выявлена Н.В. Юхнёвой (1984) при изучении этнической топографии Санкт-Петербурга XIX века. В Москве, по данным переписи 1897 г., выявляются в основном те же локальности с повышенной концентрацией отдельных этнических групп. Однако в целом этническая топография к концу XIX в. приобрела более сглаженный вид.

Конфессиональная топография Москвы естественным образом отражала этническую. «Сгущения» отдельных конфессиональных групп локализовались главным образом в центральных частях (Курбатова и др., 2002, 2004) и сопряжены с соответствующими этническими группами (мусульмане – с татарами, иудеи – с евреями, протестанты – с немцами и т.д.). Так, большая часть татар, представляющих в Москве того времени самую многочисленную этническую группу мусульман, проживала в трех частях города – Сретенской, Пятницкой и Тверской (рис. 3.2).

Пространственная подразделенность в конце XIX в. была характерна и для признака «место рождения жителя» – расселение мигрантов из разных губерний и регионов по территории города обнаружило значительную неоднородность. “Дальние” мигранты образовывали “сгущения” в центральных частях города, население которых оказывалось более гетерогенно по признаку “место рождения”, чем периферия (рис. 3.3). “Ближние” мигранты – из уездов Московской губернии – напротив, накапливались в периферийных частях города, наиболее близких к родному уезду.

Используя рассмотренные признаки как “квазигенетические маркеры”, мы можем оценить степень пространственной подразделенности московской популяции в конце XIX в. при помощи параметра F_{ST} . По этническому признаку подразделенность уменьшилась к 1897 г. по сравнению с 1882 г. почти в 3 раза (с $2,8 \times 10^{-2}$ до $1,0 \times 10^{-2}$). Конфессиональная и сословная топография в 1897 г. была выражена в той же степени, что и этническая ($1,1 \times 10^{-2}$). По признаку «место рождения» уровень подразделенности в 1882 г. был в 6 раз ниже ($F_{ST} = 0,5 \times 10^{-2}$), чем по этнической принадлежности (табл. 3.1).

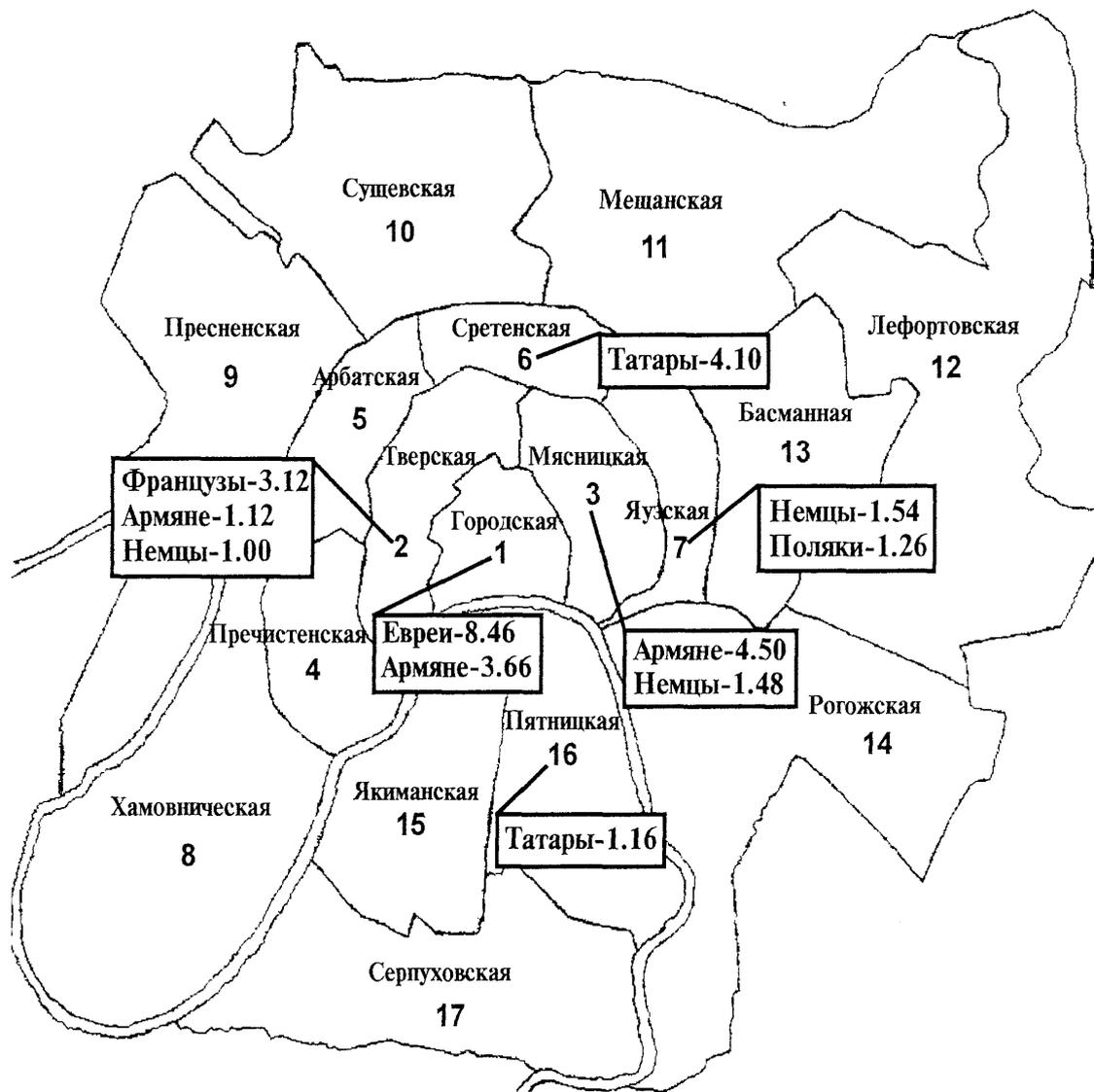


Рис. 3.1. Этническая топография Москвы. 1882 г.

В рамках даны индексы неоднородности расселения этнических групп (I)

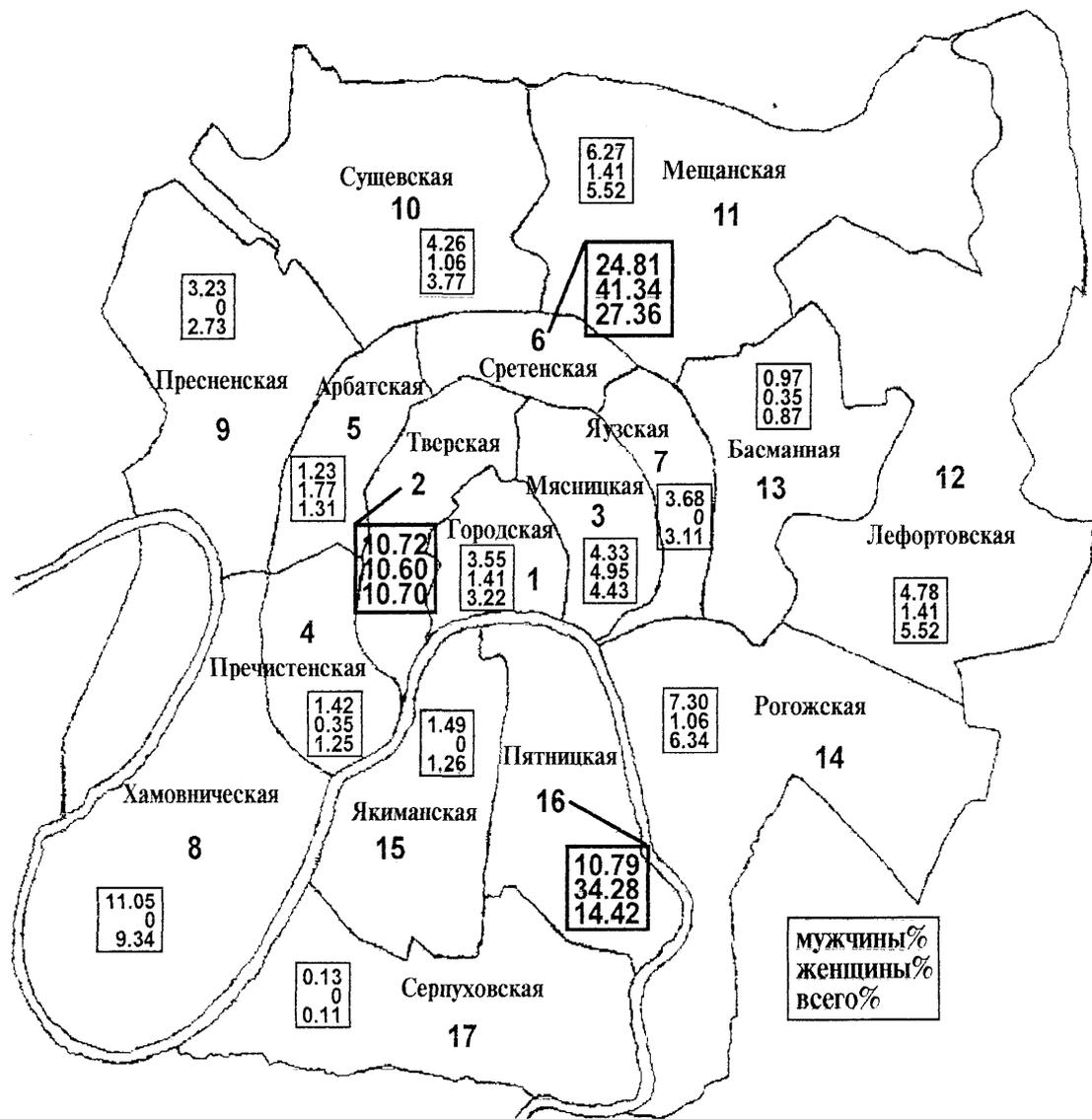


Рис.3.2. Распределение татарского населения по частям Москвы 1882 г.

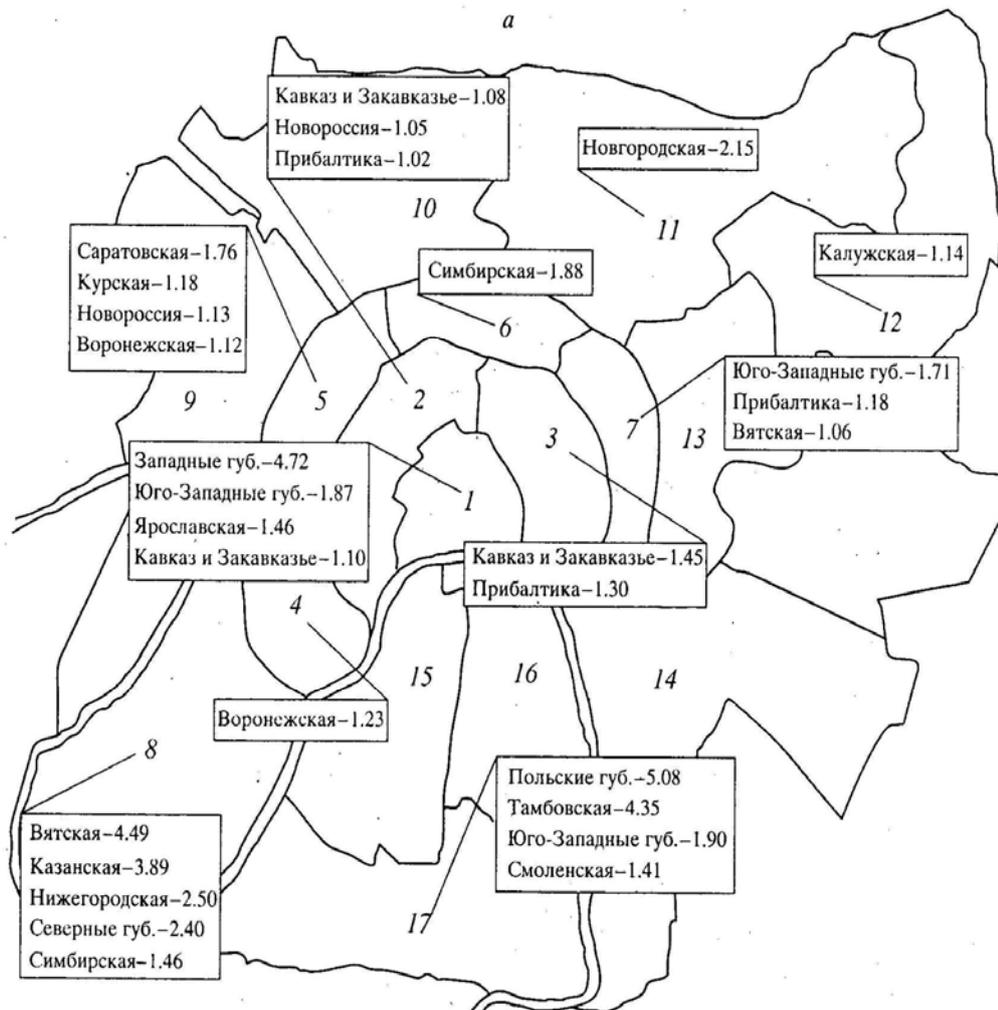


Рис. 3.3. Топография Москвы (1882 г.) в отношении мест рождения жителей

Цифрами обозначены 17 районов Москвы (см. рис. 3.1 и 3.2). В рамках – индексы неоднородности расселения ($I_{ik} > 1$)

Рассмотренные данные свидетельствуют о том, что еще в конце XIX в. этноконфессиональные, профессиональные и региональные факторы играли существенную роль в пространственно-территориальной стратификации московской популяции. Однако генетический эффект такая стратификация будет иметь лишь в том случае, если браки в основном заключаются в пределах одной локальности. В феодальной Москве и до крестьянской реформы 1860-х годов, когда город еще сохранял отпечаток помещичьего уклада, такая особенность брачной структуры была характерна для большинства сословий, кроме дворян.

Таблица 3.1. Степень дифференциации ($F_{ST} \times 10^2$) населения административно-территориальных единиц Москвы по этноконфессиональным и социально-профессиональным признакам

Годы	Национальность	Конфессия	Место рождения	Социально-профессиональные признаки*
1882-1897	2.83; 1.04	1.14	0.49	1.11
1989	0.30			
2002	0.70 ¹⁾			
2010	0.19 ¹⁾ 0.18 ²⁾			1.28 ³⁾ ; 0.60 ⁴⁾ 1.26 ⁵⁾ ; 0.40 ⁶⁾

Примечание: * в 1897 – по сословиям; в 2010 – по уровню образования

¹⁾ для двух категорий: «русские» - «нерусские»; ²⁾ для 17 национальностей; между округами: ³⁾ для двух категорий образования «высшее» - «другое»; ⁴⁾ для 8 категорий образования; между районами внутри округов: ⁵⁾ для двух категорий и ⁶⁾ для 8 категорий.

В советское время старая этническая топография города исчезла, и теперь лишь древние названия улиц и переулков напоминают о былом своеобразии населения этих районов. Расчеты, выполненные нами на основе материалов переписи 1989 г., показали, что параметр F_{ST} за 100 лет уменьшился на порядок; однако, для некоторых этнических групп – евреев, татар, армян и грузин были отмечены значимые индексы «сгущения» в некоторых районах столицы (Курбатова, Победоносцева, 1996). Центральная часть города по-прежнему имела более пестрый этнический состав, чем новые периферийные районы. В этот период фактор территориальной неравномерности расселения не играл столь существенной, как в прошлом, роли в формировании брачной структуры московской популяции по двум причинам: 1) слабой выраженности этнической топографии горожан; 2) высокой мобильности жителей столицы, в связи с этим будущие супруги намного чаще знакомятся по месту работы или в местах досуга, чем «по соседству».

Новые волны мигрантов, порожденные социально-экономическими преобразованиями последних десятилетий, создают в российских городах новую неравномерность расселения этнических групп (Вендина, 2005; Остапенко, Субботина, 2007). Материалы газетных публикаций свидетельствуют о формировании в Москве мест компактного проживания китайской общины, выходцев из стран Юго-Восточной Азии, азербайджанцев, грузин.

В настоящее время построение «этнической топографии» российского мегаполиса –

непростая задача, поскольку органами государственной статистики «национальность» теперь учитывается лишь при проведении переписи населения, и записывается со слов, при этом большая категория лиц не указывает свою национальность или указывает произвольно. По данным переписи 2002 г. в Москве появились районы, в которых доля нерусского населения превышает 40% (Остапенко, Субботина, 2007); степень дифференциации округов по этническому признаку увеличилась по сравнению в 1989 г. (табл. 3.1). Данные последней переписи 2010 г. искажают картину национального состава, явно завышая долю «русских» в населении Москвы. Все же мы на основе данных этой переписи проанализировали этнический состав населения административных округов Москвы и рассчитали степень генетической дифференциации по этому «квазигенетическому» маркеру, которая оказалась ниже, чем в 2002 г. (см. табл. 3.1). Доля русских оказалась наиболее высокой в Северо-Западном округе (89,42%) и в Зеленограде (88,61), а самой низкой – в Юго-Восточном АО (82,84%) (рис. 3.4).

Стратификация московского мегаполиса выявляется и по такому социокультурному признаку, как уровень образования (рис. 3.5 и 3.6). Доля лиц с высшим образованием в административных округах Москвы различается в 1,5 – 2 раза, а в разных муниципальных районах варьирует от 18% (Дмитровский) до 68% (Куркино), т.е. различается почти в 4 раза! Расчеты показывают, что степень дифференциации населения по образовательному уровню в настоящее время в несколько раз выше, чем по этническому, и сопоставима с уровнем сословной дифференциации в конце XIX в. (табл.3.1).

Интересно сравнить уровень генетической подразделенности населения Москвы по «квазигенетическим» и «настоящим» генетическим маркерам. Единственный подходящий для сопоставления источник данных – данные о распределении групп крови у 44 тыс. первичных доноров, собранные в результате выезда на 100 предприятий города Москвы в 1970 году (Курбатова, 1975, 1977; Рычков, 1979). По результатам соответствующего анализа $F_{ST} = 0,24 \times 10^{-2}$. Полученное значение близко к уровню подразделенности по признаку «национальность» в 2010 году, но значительно ниже, чем по уровню образования (см. табл. 3.1).

Признавая тот факт, что принцип расселения «среди своих» облегчает социальную адаптацию мигрантов, следует все же отметить, что для городского сообщества в целом наличие стратификации территории по любому демографическому признаку (этническому, имущественному) – формирование анклавов – таит угрозу социальной напряженности и потери управляемости (см. Арутюнян, 2007). Пока трудно сказать, насколько эта новая этническая топография будет связана с генетической подразделенностью популяции, поскольку не все мигранты обзаводятся семьей в столице. В то же время, на первый план

выходит «виртуальная» подразделенность, проявляющаяся на уровне выбора брачного партнера и неслучайного формирования супружеских пар.

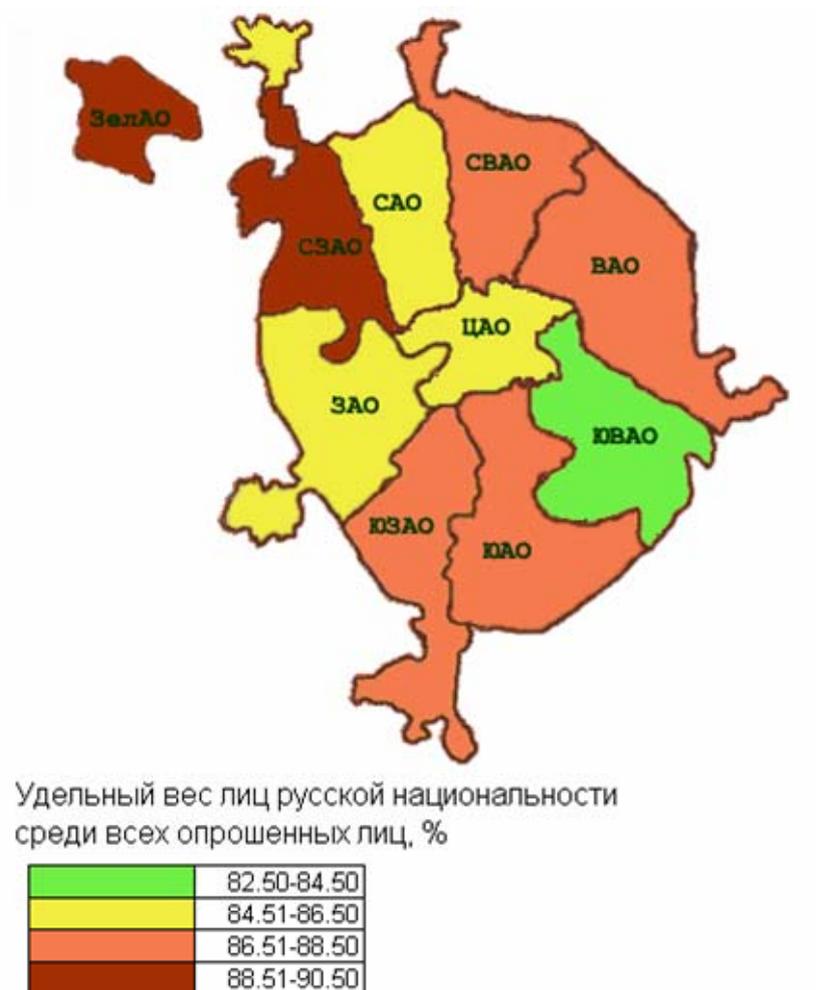
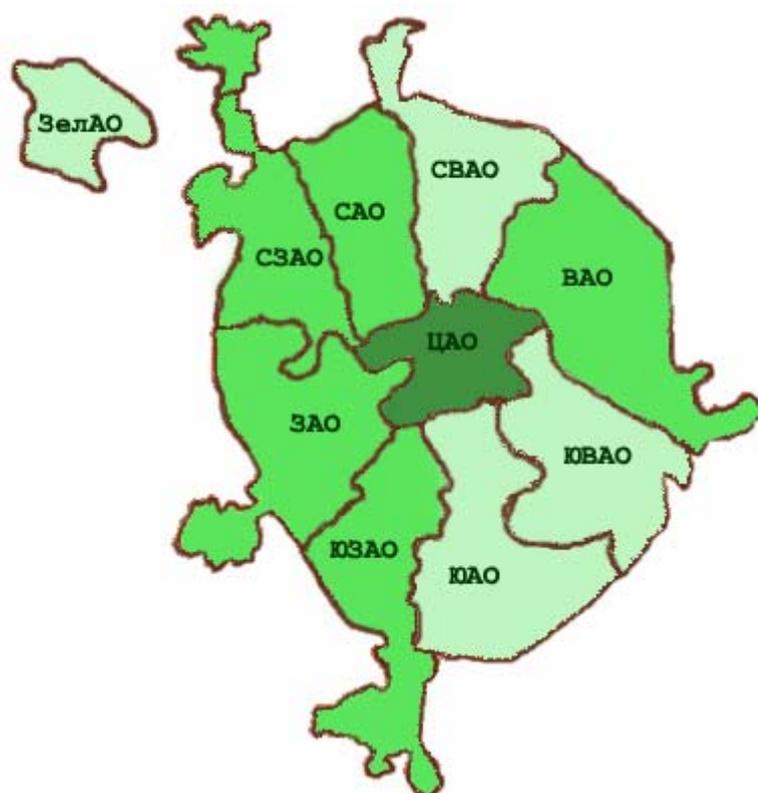


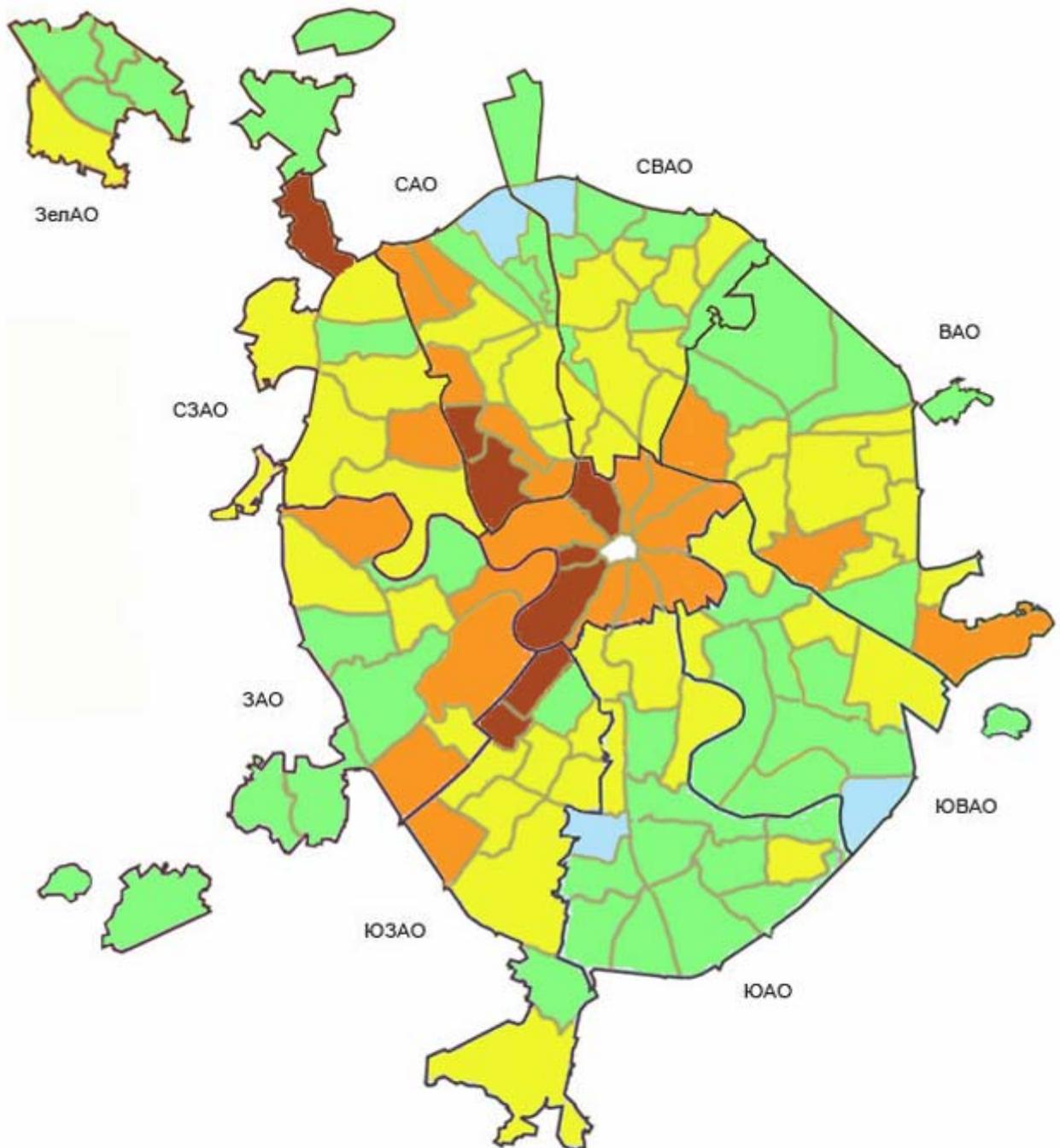
Рис. 3.4. Доля русских в населении административных округов г. Москвы по данным Всероссийской переписи населения 2010 г.



Число лиц с высшим образованием на 1000 человек в возрасте 15 лет и более, указавших уровень образования

	300-400 чел.
	401-500 чел.
	501-600 чел.

Рис. 3.5. Доля лиц с высшим образованием в населении административных округов г. Москвы по данным Всероссийской переписи населения 2010 г.



Число лиц с высшим образованием на 1000 человек в возрасте 15 лет и более, указавших уровень образования

	180-280 чел.
	281-380 чел.
	381-480 чел.
	481-580 чел.
	581-680 чел.

Рис. 3.6. Доля лиц с высшим образованием в населении муниципальных районов г. Москвы по данным Всероссийской переписи населения 2010 г.

3.3. Положительная брачная ассортативность и инбридинг

Степень неслучайности образования брачных пар по количественному признаку была нами оценена при помощи коэффициента корреляции Пирсона, а по качественным признакам – при помощи полихорического показателя связи K (Плохинский, 1970). Для вычисления степени брачной избирательности по отдельным грациям качественного признака используется индекс брачной ассортативности, аналогичный индексам брачности, применяемым в демографии и этнографии (Чуйко, 1975; Ганцкая, Дебец, 1966):

$$A = (N.O. - N.E.) / N.E. = (N.O. \times N_{\Sigma} / N_{\text{ж}} \times N_{\text{н}}) - 1, \text{ где}$$

$N.O.$ – наблюдаемое число брачных пар с данным сочетанием признаков; $N.E.$ – ожидаемое число таких пар при панмиксии, исходя из числа женихов ($N_{\text{ж}}$) и невест ($N_{\text{н}}$) с изучаемым признаком в данной брачной когорте; N_{Σ} – общее число заключенных браков.

Положительная брачная ассортативность проявляется в положительных значениях индекса A для диагональных элементов матриц, представляющих сочетания признаков у мужа и жены. Этот индекс обладает тем существенным недостатком, что его величина зависит от удельного веса группы с данным признаком в популяции. Например, наблюдаемое число внутриэтнических браков определенного типа лимитируется наличием в популяции соответствующих женихов и невест, т.е. $N.O._{max} = N_{\text{ж}}$, если женихов данной национальности меньше, чем невест; при обратной ситуации $N.O._{max} = N_{\text{н}}$. Таким образом, при полной брачной ассортативности максимальная величина индекса

$$A_{max} = (N_{\Sigma} / N_{\text{ж}}) - 1, \text{ если } N_{\text{ж}} > N_{\text{н}} \quad \text{или} \quad A_{max} = (N_{\Sigma} / N_{\text{н}}) - 1, \text{ если } N_{\text{н}} > N_{\text{ж}}$$

Из этих соотношений очевидно, что индекс положительной брачной ассортативности может достигать астрономических величин для малочисленных этнических групп и не может быть большим для преобладающей группы. Поэтому более адекватную оценку степени положительной брачной ассортативности дает модифицированный индекс A' , выраженный в процентах от максимально возможной для данной группы (Курбатова, Победоносцева, 1996):

$$A' = A / A_{max} \times 100.$$

Величина индекса A' может варьировать от 0 (в случае панмиксии) до 100% (при полной положительной ассортативности).

Анализ структуры браков, выполненный нами по материалам ЗАГС и церковно-приходским книгам г. Москвы (Курбатова, Победоносцева, 1988 а,б, 1992, 1996; Свежинский, Курбатова, 1999; Курбатова и др., 2002), подтверждает, что при выборе супруга большинство москвичей отдают предпочтение ровесникам, землякам, представителям своей этнической и социальной группы (табл. 3.2). Коэффициент корреляции по возрасту супругов (в репродуктивной части популяции) на протяжении всей второй половины XX в. варьирует

незначительно ($0,75 < r < 0,79$), а на рубеже XIX и XX веков был значительно ниже (0,59). Высокие значения корреляции между возрастом мужа и жены и небольшая разница в возрасте супругов (2-3 года) являются типичными для городских популяций и положительно сказываются на процессе естественного воспроизводства населения. Ассортативность по признаку “место рождения” была особенно велика в конце XIX - начале XX вв. ($K = 0,71$), что может быть связано с неоднородностью расселения мигрантов и местных уроженцев, рассмотренной в предыдущем разделе. В этот период высокие индексы брачной ассортативности были характерны для коренных москвичей и уроженцев большинства центральных и белорусских губерний, а также Кавказа (Свежинский, Курбатова, 1999).

Таблица 3.2. Показатели ассортативности браков в нескольких городах России и Украины.

Годы	Возраст	Националь- ность	Место рождения	Образование	Профессия
Москва					
1892-1918	0,59	0,79*	0,71	-	-
1955	0,76	0,33	0,16	-	0,27
1980	0,79	0,23	0,12	-	0,32
1994-1995	0,75	0,21	0,12	0,31	0,31
Курск ¹					
1865-1873			0,27		
1895-1900			0,39		
1960	0,697	0,440	0,19		
1967-1970			0,16		
1989	0,809	0,405	0,16		
1993-1995			0,17		
Белово ⁸					
1970	0,73	0,386			
1994-1999	0,80	0,141			
Белгород ²					
1960	0,74	0,095	0,15	-	
1985	0,62	0,11	0,13	0,296	0,212
1995	0,80	0,09	0,14	0,350	0,231
Харьков ³					
1923	-	0,64	-	-	-
1960	-	0,21-0,45	0,15-0,18	-	0,19-0,57
1985	-	0,23-0,35	0,16-0,18	0,27-0,31	0,27-0,35
1993	-	0,14-0,15	0,21-0,33	0,22-0,31	0,21-0,22
Донецк ⁴					
1960	0,72	0,34	0,15	-	0,23
1985	0,79	0,20	0,09	0,36	0,22
1992	0,80	0,22	0,10	0,39	0,22
Полтава ⁵					
1960	0,89	0,32	0,16	-	0,24
1985	0,92	0,14	0,14	-	0,24
1995	0,91	0,05	0,09	-	-
Евпатория ⁶					
1960	0,77	0,26		-	0,18
1985	0,81	0,22		0,18	0,17
1994	0,80	0,28		0,23	0,22
Луганск ⁷					
1960	0,76	0,16	0,12	0,35	0,14
1985	0,81	0,07	0,10	0,30	0,16
1990	0,80	0,10	0,11	0,26	0,19
2000	0,74	0,24	0,13		

* 1936 г. ¹ Иванов и др., 1996; Васильева, 2002; ² Атраментова, Филипцова, 2005б, ³ Атраментова, 1991а,б; Атраментова, Филипцова, 1998; ⁴ Атраментова и др., 2000; ⁵ Атраментова, Филипцова, 1999; ⁶ Атраментова, Мещерякова, 2007; ⁷ Атраментова, Анцупова, 2005, 2007. ⁸ Лавряшина, Ульянова, 2005

К концу XX в. этот вид брачной ассортативности значительно ослаб ($K = 0,12$), однако доля браков между коренными москвичами по-прежнему выше ожидаемой в условиях панмиксии; заметное предпочтение внутрорегиональных браков наблюдается для уроженцев Закавказья и Северного Кавказа. Предпочтительное заключение браков между земляками характерно и для других городских популяций (табл. 3.2), что приводит к увеличению генетического сходства между супругами, т.е. эквивалентно увеличению инбридинга.

Для городского населения всегда была характерна брачная избирательность по социально-профессиональной принадлежности супругов. В дореволюционной России браки заключались в основном внутри сословий. В советский период истории предпочтение супруга сходной профессии характерно для всех категорий рабочих и служащих, особенно велики индексы положительной брачной ассортативности для учащихся, рабочих сферы производства, медицинских и научных работников, военнослужащих, пенсионеров (Курбатова и др, 1997). В последние годы стратификация городских популяций по профессии ($0,2 < K < 0,5$) и уровню образования ($0,2 < K < 0,4$) выше, чем по другими демографическими признаками (табл. 3.2). Эти типы брачной избирательности могут вызвать вторичную ассортативность по фенотипическим признакам, поскольку антропологами выявлена связь профессиональной дифференциации с соматотипом, проявляющаяся, в частности, в увеличении частоты встречаемости астенического и пикнического типа телосложения среди служащих (Алексеева, 1998), а брачное предпочтение по уровню образования может вызвать ассортативность по величине IQ , в значительной степени обусловленной генотипической компонентой (Фогель, Мотульски, 1990).

Особую генетическую значимость имеет брачная ассортативность по признаку «национальность». До революции 1917 г. высокая степень этноконфессиональной эндогамии была обусловлена брачным законодательством. Но даже в 1936 г. московская популяция была далека от панмиксии по национальному признаку ($K = 0,79$) – большинство этнических групп в Москве, в том числе и русские, отличались высокими индексами A' (табл. 3.3). В 1936 г. самой эндогамной этнической группой в Москве были татары, а в 1955 и 1980 гг. – евреи, татары, азербайджанцы и армяне. К середине 1990-х годов степень внутриэтнической ассортативности снизилась для всех национальностей, приблизив московскую популяцию к состоянию панмиксии ($K = 0,21$). Аналогичные тенденции наблюдаются и в других городах России и СНГ (см. табл. 3.2).

О роли конфессиональных и языковых факторов среды в определении брачного выбора свидетельствует также анализ данных Госкомстата СССР за 1988 г. об этнической структуре браков в городском населении союзных республик (Население СССР. 1988 г.).

Наши расчеты (табл. 3.4) показали, что русские проявляли низкую степень этнической эндогамии, проживая среди славянского населения Украины и Белоруссии, чья культура исторически сложилась на основе единых православных традиций ($10 \% < A' < 20 \%$). Так же неудивительно, что русские обладали высокими индексами внутриэтнической брачной ассортативности в традиционно мусульманских

Таблица 3.3. Индексы внутриэтнической брачной ассортативности в Москве.

Национальность	1936	1955	1980	1994-1995
Русские	54,3	38,7	26,9	22,3
Украинцы	20,1	9,2	4,2	5,2
Белорусы	13,1	10,7	6,3	7,6
Армяне		66,5	24,2	38,6
Немцы	18,4			
Евреи	66,3	61,8	56,6	29,0
Татары	90,3	67,2	43,6	33,4
Азербайджанцы			49,7	15,1

популяциях Средней Азии и Азербайджана ($70 \% < A' < 90 \%$). В тоже время высокая этническая эндогамия была характерна и для русских, проживающих в православной Грузии, где коренное население говорит на языке картвельской лингвистической семьи, и для русских, проживающих в Эстонии – среди лютеран, говорящих на языке угро-финской группы уральской языковой семьи. Наибольший индекс $A' > 90 \%$ отмечен у азербайджанцев в Армении. (Последующие события показали, что величина данного индекса коррелировала со степенью межнациональной напряженности в регионе). В то же время татары обладали примерно одинаковыми индексами и в православной России (50 %) и в мусульманской Средней Азии, где языки коренного населения преимущественно принадлежат также к тюркской группе алтайской семьи.

Данные по отдельным городам, собранные на основе публикаций (см. Курбатова, Победоносцева, 2004, 2006), подтверждают описанные закономерности: русские проявляли более высокую ассортативность в Алма-Ате и Ашхабаде, чем в городах России (Курск, Ангарск, Томск, города Томской обл., Белово Кемеровской обл.) и Украины (Харьков, Донецк, Полтава, Луганск), татары – относительно высокую во всех изученных популяциях. Некоторые этнические группы – евреи в Курске, казахи, уйгуры и корейцы в Алма-Ате, туркмены в Ашхабаде, буряты в Ангарске (Бочков и др., 1984) – обладают чрезвычайно

высокими индексами A' , а азербайджанцы в г. Стрежевой Томской обл., при всей своей малочисленности в этом городе, характеризовались 100 %-й этнической эндогамией (Салюкова и др., 1997). Положительная брачная ассортативность по национальному признаку сужает круг потенциальных брачных партнеров и у этнических меньшинств может быть сопряженной с довольно значительным по городским меркам инбридингом. Так, в Алма-Ате инбридинг оказался весьма значительным для немцев, уйгур и корейцев, но на порядок меньше – для русских и казахов, наиболее многочисленных национальностей в городе (Святова и др., 1988). Аналогичное явление наблюдалось и в Ашхабаде: у русских кровнородственных браков выявлено не было, а у туркмен их доля составила 24,6%; большинство браков между туркменами были внутриплеменными, при этом инбридинг в браках между представителями племени Нохурли, заключенных в городе, оказался чрезвычайно высоким ($F = 0,032$), выше, чем в сельском изоляте этого племени (Тураева и др., 1991; Некрасова, 1992). Этот кажущийся парадокс объясняется тем, что представители этнических групп, недавно проживающие в большом городе, часто вступают в браки со своими земляками (уроженцами тех мест, откуда они мигрировали в прошлом), которые с повышенной вероятностью могут оказаться их родственниками. Такое явление иногда называют «инбридинг на колесах».

Несмотря на то, что все мировые религии регламентируют заключение браков между близкими родственниками, среди мусульманского населения инбридинг и в наши дни – обычное явление – и в городской, и в сельской местности. Доля кровнородственных браков (в основном между двоюродными сибсами или дядей и племянницей) в ряде стран Азии и Африки варьирует от 20 до 55 % (Bittles, 1990). И объясняется это отнюдь не малой численностью или изолированностью популяций, а сознательным предпочтением таких браков, дающих значительные материальные и социальные выгоды семьям (не расплывается земельная или иная собственность, уменьшается калым или приданое, облегчается вхождение зятя или снохи в новую семью). Перенесение мигрантами этих обычаев в иную этнокультурную среду приводит к тому, что даже в западных мегаполисах этнические меньшинства, тяготеющие к заключению браков внутри своей общины, могут сохранять высокий уровень инбридинга (например, турки в Германии).

Наши исследования показали, что подобная картина наблюдается и в Москве. Внутриэтнические браки представителей малочисленных этнических групп часто оказываются изолакальными (табл. 3.5). В 1955 и 1980 гг. примерно четверть, а в 1994-1995 гг. почти половина таких браков заключена между земляками (уроженцами одной области), а среди «внутриобластных» более половины являются «внутрирайонными» ($0 < d_i < 20$ км), в том числе, между уроженцами одной деревни или одного города. В качестве примера можно

привести целый кластер браков, заключенных в Москве между лицами татарской национальности – уроженцами нескольких сел, расположенных в юго-восточной части Горьковской обл. (Сергачский р-н) на расстоянии до 20 км друг от друга (Курбатова, Победоносцева, 1996). Данный кластер обладает определенной временной стабильностью: среди татар, вступающих в брак в Москве, доля уроженцев Горьковской обл. на протяжении десятилетий устойчиво сохранялась на уровне 20-30 % (эти цифры подтверждаются и материалами переписи 1989 г.). Сергачский уезд Нижегородской губернии упоминается как территория с высокой концентрацией татарского населения (15,5 %) еще в документах конца XVIII в. (Кабузан, 1990). Этот пример убедительно показывает, что брачная ассортативность по месту рождения может быть сопряжена с ассортативностью по национальности. Для москвичей русской национальности тенденция к заключению изолакальных браков прослеживается лишь в дореволюционный период: среди браков, заключенных в Москве в период 1892-1918 гг., 16,8 % являлись «внутригубернскими», а среди них почти половину составляли «внутриуездные» (Свежинский, Курбатова, 1999). В 1955 г. «внутриобластных» браков было уже 9,4 %, а в последующие годы – менее 2 %. Среди межэтнических браков доля изолакальных была всегда незначительной.

Таблица 3.5. Сравнение некоторых демографических параметров в трех типах браков в московской популяции

Год	Среднее брачное расстояние с ошибкой	Изолакальные браки * (%)	
		Внутриобластные, губернские	Внутрирайонные, уездные
	Внутриэтнические		
1955	530±88	28,48	16,84
1980	439±99	25,86	13,79
1994-1995	409±75	42,03	30,44
	Между русскими		
1892-1918	256±7	16,80	8,06
1955	503±14	9,40	3,38
1980	646±29	1,93	0,78
1994-1995	541±24	1,48	0,69
	Межэтнические		
1955	962±38	1,69	0,42
1980	1157±65	1,04	0,52
1994-1995	1305±48	2,22	1,27

* исключая браки между москвичами и уроженцами Москвы и Московской области (губернии)

Этническая эндогамия может быть сопряжена не только с брачной ассортативностью по месту рождения, но и с ассортативностью по профессиям, поскольку отдельные виды занятий являются традиционными для некоторых этнических групп. Так, по данным Мосгоркомстата о «распределении населения отдельных национальностей по занятиям» в 1989 г., преимущественно умственным трудом было занято 54,9 % русских, 61,9 % украинцев, 53,4 % белорусов, 85,3 % евреев и 36,0% татар. Среди евреев с частотами, превышающими среднепопуляционные, представлены инженерно-технические работники, лица, занятые в науке, образовании, медицине и культуре, лица творческих профессий, руководители предприятий, организаций и их структурных подразделений. Среди украинцев и белорусов чаще представлены руководители органов государственного управления и их структурных подразделений, а также работники охраны собственности и общественного порядка. Для татар, занятых преимущественно физическим трудом, наиболее характерна работа в строительстве, на городском транспорте, в торговле и общественном питании, в системе жилищно-коммунального, хозяйственного и бытового обслуживания. Для русских, составляющих большинство населения города, распределение по профессиям совпадало с общемосковским. По данным переписи 2002 г. русские увеличили свое представительство в сфере промышленности и среди ИТР; евреи, при резком снижении их доли в столичном населении за счет эмиграции, сохранили свои позиции в науке, образовании, здравоохранении, культуре и искусстве, а также обрели максимальное представительство в сфере финансов, включая операции с недвижимостью. В последнее десятилетие в Москве сформировалось много новых этнических общин, преимущественно занятых в торговле и других сферах обслуживания (ЖКХ, гостиницы), а также в строительстве (азербайджанцы, армяне, узбеки, грузины, таджики) (Кобищанов, 2002; Остапенко, Субботина, 2007).

В 1990-е годы в московской популяции обозначились новые тенденции в динамике индексов внутриэтнической брачной ассортативности, приведшие к более резкому проявлению межконфессиональных различий по этим показателям. Эти тенденции можно проследить по материалам Мосгоркомстата, ежегодно представлявшего данные о числе детей, рожденных женщинами разных национальностей, состоящих во внутринациональных и межнациональных браках. Рассчитанные на основе этих данных индексы ассортативности свидетельствуют о том, что для большинства этнических групп, относящихся к православной конфессии (за исключением грузин, осетин и якутов) и западнохристианским конфессиям, стремление заключать внутринациональные браки почти исчезло (рис. 3.7). Более того, у русских, начиная с 1997 г., индексы A' стали отрицательными – это означает, что количество внутриэтнических браков, заключенных русскими женщинами, стало меньше ожидаемого в

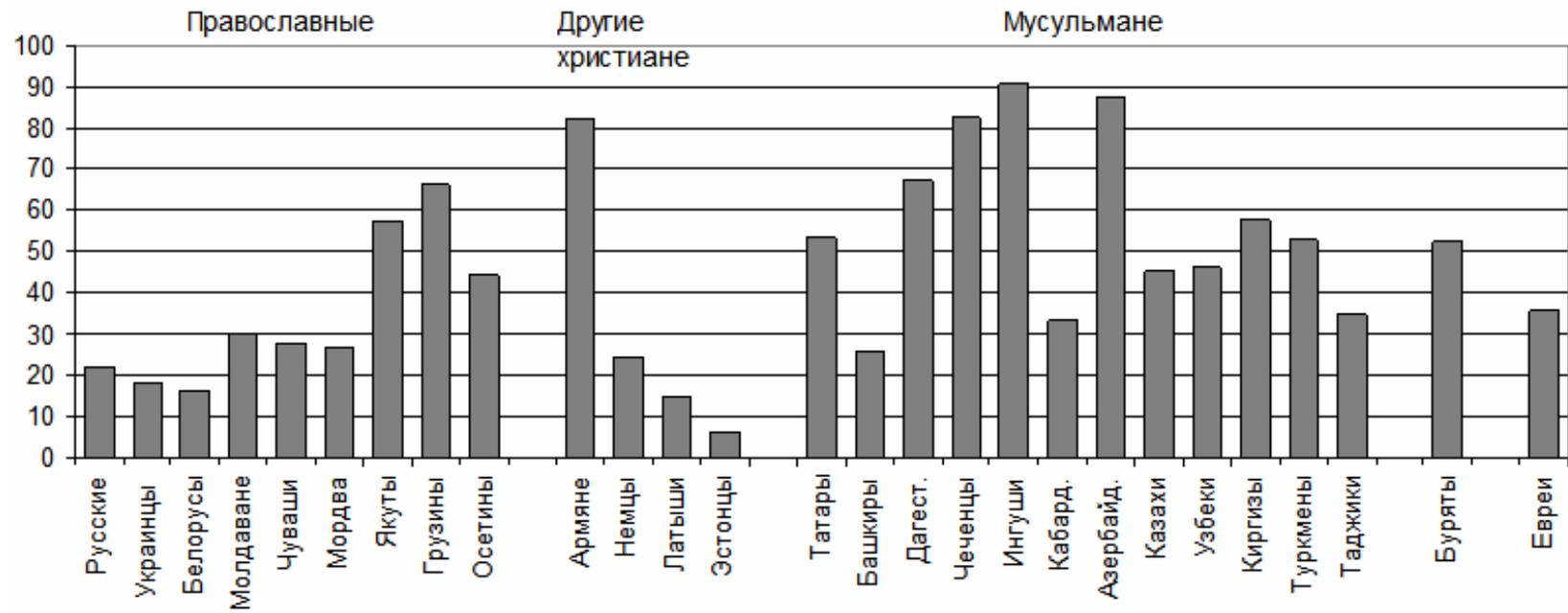


Рис. 3.7. Индексы внутриэтнической брачной ассортативности в Москве в 1990-е гг. Значения индексов могут варьировать от 0 (в случае панмиксии) до 100 % (полная этническая эндогамия)

условиях панмиксии. Такая же картина характерна и для латышей и эстонцев. Этническая эндогамия по-прежнему характерна для армян и евреев. В то же время в Москве появились новые этнодисперсные группы, характеризующиеся повышенным тяготением к заключению внутриэтнических браков. Среди них наибольшими индексами брачной ассортативности отличаются представители мусульманских народов Северного Кавказа, Закавказья, Средней Азии и Поволжья (кроме башкир). Высокие показатели ассортативности браков – индикаторы заметных этнокультурных барьеров, приводящих к социальной и генетической изоляции этих групп. Несомненно, что в определенной степени предпочтение внутриэтнических браков связано с профессиональной дифференциацией и с неравномерностью расселения этнических групп по территории города.

Социально-демографическое значение брачной ассортативности заключается в поддержании численности малой этнодисперсной группы в условиях мегаполиса (иначе ей грозило бы растворение в многомиллионном населении). Генетический смысл ассортативности состоит в том, что она является фактором стратификации (подразделения) популяции, способствующим увеличению инбридинга в малочисленных этнических группах. Консолидация населения по национальному признаку увеличивает этническую эндогамию и нарушает генетическую целостность популяции. В то же время в городских популяциях действует и противоположно-направленный фактор, стремящийся перемешать генетическую информацию жителей всех регионов и национальностей. Рассмотрению этого фактора посвящена следующая глава.

ГЛАВА 4. ПРОЦЕССЫ АУТБРИДИНГА И ИХ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ

4.1. Теоретические предпосылки

Ведущие западные ученые прогнозировали для будущего человечества принципиально новую модель брачной структуры, получившую у генетиков название «аутбридинг», а у гуманитариев – «плавильный котел» (Фогель, Мотульски, 1990). Эта идеология, возникшая в США, подразумевала переплавку в котле американской культуры представителей разных рас и этнокультурных групп, которые в итоге объединяются в одну нацию. Гуманитарии часто рассматривают такой процесс как показатель целостности и гармоничности общества, а также степени интегрированности в него «этнических меньшинств» (Coleman, 1992; Арутюнов, 2007). Правда, на сегодняшний день трудно найти популяцию, полностью отвечающую модели “плавильного котла”. Максимальные масштабы аутбридинга характерны для Южной и Центральной Америки, в частности Бразилии и стран Карибского бассейна, где большинство населения являются метисами, а число межрасовых браков приближается к ожидаемому при панмиксии. В США – стране родоначальников и поборников этой идеи – во второй половине XX в. большинство браков заключалось между представителями своей расы (99 %), своей религии (90 %) и своего социального класса (от 50 до 80 %). Число браков между белым и небелым населением в целом по стране составляло только 2,3 % от величины, ожидаемой при панмиксии, варьируя по разным штатам от 0 до 45,8 % (Гавайи) (Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971). Примерно с середины 1970-х годов в США идеология «плавильного котла» постепенно уступает место концепции «мультикультурализма», признающей ценность многообразия; в научном и общественном обиходе запестрели термины «толерантность», «политкорректность» (и «ксенофобия» как антитеза). Концепция «мультикультурализма» в большей степени соответствует моделям, описанным в предыдущем разделе.

В последние годы эти высоконаучные термины стали все чаще звучать с правительственных трибун. В своей предвыборной статье, посвященной национальному вопросу в России (январь 2012 г.), В.В. Путин обрисовал крах обоих проектов в самых развитых и благополучных странах, «...которые прежде гордились своей толерантностью. А сегодня друг за другом объявляют о провале попыток интегрировать в общество инокультурный элемент, обеспечить неконфликтное, гармоничное взаимодействие различных культур, религий, этнических групп. “Плавильный котел” ассимиляции барахлит и чадит – и не способен “переварить” всевозрастающий масштабный миграционный поток. Отражением этого в политике стал “мультикультурализм”, отрицающий

интеграцию через ассимиляцию <...>. Во многих странах складываются замкнутые национально-религиозные общины, которые не только ассимилироваться, но даже и адаптироваться отказываются... Вполне уважаемые европейские политики начинают говорить о провале “мультикультурного проекта”».

В России, которая исторически складывалась как многонациональное государство, эти процессы развивались по-другому; с точки зрения генетика-популяциониста они были неоднократно рассмотрены в наших публикациях (Курбатова, 1998; Курбатова, Победоносцева, 2004, 2006, 2012; Курбатова и др., 2002).

В генетике под аутбридингом подразумевается расширение круга брачных связей (увеличение среднего расстояния между местами рождения мужа и жены), уменьшение доли гомолокальных браков (между уроженцами одной популяции) и широкое распространение межнациональных (межрасовых) браков. В отличие от *инбридинга*, генетические последствия *аутбридинга* мало изучены, а мнения по этому поводу противоречивы (Morton *et al.*, 1967). Часто они рассматриваются как благоприятные, приводящие к “обогащению наследственности”, гетерозису (Penrose, 1955). Гетерозис почти постоянно проявляется во внутривидовых скрещиваниях и у межвидовых гибридов растений и животных в виде увеличения общих размеров. Антропологи, занимающиеся изучением процессов метисации у человека, пришли к выводу, что по средним величинам антропометрических признаков метисы занимают промежуточное положение между исходными типами (Перевозчиков, 1994); в первых поколениях увеличивается изменчивость признака (варианса), а его распределение приобретает плосковершинный характер (отрицательный эксцесс); корреляции между признаками снижаются в отдельных случаях до нулевых значений (Бунак, 1980). Развитие генетики количественных признаков проливает свет на генетические основы этих процессов. Еще из классических работ Гальтона и Пирсона следует, что изменчивость антропометрических признаков контролируется системами полигенов с аддитивными эффектами. Поэтому наиболее гетерозиготные по этим полигенам индивидуумы должны концентрироваться в средней части распределения (Алтухов, Курбатова, 1990). Сказанное не исключает возможности проявления гетерозисных эффектов по отдельным локусам и новых типов межлокусных взаимодействий у потомков как межнациональных, так и внутринациональных аутбредных браков (Дуброва, Гаврилец, 1989; Дуброва, Богатырева, 1993). В частности, с нарастанием масштабов аутбридинга и гетерозисом часто связывают т.н. «секулярные тренды», такие как акселерация роста и развития, наблюдавшиеся на протяжении всего XX века в большинстве популяций Земного шара, особенно в мегаполисах (Дуброва и др., 1994; Dubrova *et al.*, 1995). Предложенная Ю.П. Алтуховым с соавторами (2000) модель объясняет связь межпопуляционных различий в средней гетерозиготности,

длине тела и скорости полового созревания как эффект положительного соматического и репродуктивного гетерозиса.

Ожидаемое при аутбридинге увеличение общей гетерозиготности генома, согласно теории популяционной генетики, должно приводить к увеличению приспособленности как на индивидуальном, так и на популяционном уровне (Алтухов, 2003). Так, аутбридинг приводит к снижению частот аутосомно-рецессивных патологий, проявляющихся только в гомозиготном состоянии. В то же время, выполненные в ИОГен РАН за последние десятилетия исследования, привели к созданию представления об оптимуме гетерозиготности как компромиссе индивидуальной и популяционной составляющих процесса адаптации (Алтухов, 2003; Алтухов, Курбатова, 1990; Дуброва, 1992; Курбатова, 1996). Согласно концепции адаптивной нормы, она представлена широким спектром генотипов, обладающих оптимальным уровнем гетерозиготности, минимальной изменчивостью адаптивно-значимых морфо-физиологических признаков и максимальной приспособленностью к конкретным условиям среды (Алтухов, Курбатова, 1990). Адаптивные комплексы могут возникать и поддерживаться в популяции за счет гаметической интеграции при наличии даже слабого сцепления между локусами и небольшого давления отбора (Животовский, 1984). Поскольку адаптивная норма популяции есть продукт ее долгой эволюционной истории, она может разрушаться не только при инбридинге, но и при аутбридинге.

Нами показано (Алтухов, Курбатова, 1990; Курбатова, Победоносцева, 2004), что дети, относящиеся по совокупности морфофизиологических признаков к адаптивной норме (M^0), чаще рождаются в браках между лицами, происходящими из смежных популяций; в то время как родители детей с низкими значениями антропометрических признаков (M^-) чаще происходят из одной популяции, а родители крупных детей (M^+) – из географически удаленных популяций (табл. 4.1). При этом, группы M^- и M^+ отличаются от группы M^0 повышенной частотой редких межлокусных комбинаций генотипов и пониженной приспособленностью (более высокой заболеваемостью и смертностью). Эти данные говорят о том, что в популяции существует оптимальный радиус круга брачных связей, превышение которого, так же как и уменьшение, приводит к снижению приспособленности потомков. Разработанный нами генетико-демографический подход был апробирован при изучении неспецифической биологической устойчивости организма человека к ряду заболеваний (Алтухов и др., 1986; Курбатова и др., 2011; Удина и др., 2011, 2012) и к экстремальным факторам среды (Курбатова и др., 2006).

Таблица 4.1. Средняя гетерозиготность, уровень генетического разнообразия и степени аутбридинга в трех группах детей, выделенных по антропометрическим признакам при рождении

Исследованные группы детей	$\bar{H} \pm s.e.$	Межлокусные комбинации генотипов			Родители происходят из:		
		Частые > 0,03	средние	Редкие < 0,01	Географически отдаленных популяций	смежных популяций	одной популяции
M ⁰	0,463±0,011	0,3699	0,6164	0,0137	29,27	46,34	24,39
M ⁻	0,424±0,013	0,4559	0,4853	0,0588	32,14	25,00	42,86
M ⁺	0,445±0,013	0,4921	0,4603	0,0476	41,38	31,03	27,59
Достоверность различий	M ⁰ /M ⁻ P < 0,05	M ⁰ /M ⁻ M ⁰ /M ⁺ P < 0,01		M ⁰ /M ⁻ M ⁰ /M ⁺ M ⁻ /M ⁺ P < 0,05			

Примечание: $\bar{H} \pm s.e.$ – средний уровень гетерозиготности со стандартной ошибкой по 7 локусам групп крови: ABO, MN, Ss, Rhesus (Cc, Dd, Ee) и P. Генотипические комбинации рассчитаны для 4-х локусов: ABO, MN, Rhesus (Dd) и P.

В целом можно сказать, что в генетическом плане эффекты аутбридинга изучены еще недостаточно – с одной стороны, несомненно, что этот процесс способствует увеличению гетерозиготности населения, с другой стороны – неизвестно, как этот процесс отразится на приспособленности в том случае, если гетерозиготность возрастет сверх оптимального уровня. Высказывалось мнение, что накапливаемый в результате этого процесса сегрегационный груз может оказаться для популяции «бомбой замедленного действия» (Алтухов и др., 2000). Существуют теоретически обоснованные опасения возможных отрицательных последствий аутбридинга – разрушение адаптивных комплексов генов, увеличение темпов рекомбинации и спонтанного мутационного процесса (Бочков, 1997).

4.2. Масштабы аутбридинга в городских популяциях России и сопредельных стран

Одним из показателей аутбридинга является доля гетеролокальных браков в популяции. На протяжении большей части истории человечества преобладали гомолокальные (эндогамные) браки. Крупнейший отечественный антрополог В.В. Бунак полагал, что гомогенность антропологического типа населения при одновременном сохранении генетического разнообразия может поддерживаться в популяции при такой величине круга брачных связей, который обеспечивает заключение 70-75 % гомолокальных браков (1980). Именно такой тип популяционной структуры был в XVII и XVIII вв. характерен для малых городов – например, на северо-востоке США (штат Массачусетс) – 70% браков заключалось между горожанами, а радиус брачного круга составлял всего 7-8 миль; но к середине XIX в. уровень эндогамии в этих сообществах упал вдвое (Swedlund et al., 1976). Еще в конце XIX в. у русских крестьян, составлявших большинство населения страны, почти 90 % браков заключалось в радиусе 10 км, т.е. между уроженцами одного села или соседних селений (данные по сельскому населению Серпуховского уезда Московской губернии) (Жомова, 1965). Сходная картина наблюдалась в позапрошлом веке и в первой половине прошлого столетия и в других сельских районах нашей страны, в селах и небольших городах России и Западной Европы. В городах России для некоторых сословий на «междугородний брак» требовалось даже специальное разрешение (Жирнова, 1980). По данным Л.И. Васильевой (2002) во второй половине XIX в. среди сельских жителей Курской губернии 96-97 % браков заключалось между уроженцами своего уезда, в том числе, половина – между односельчанами. В малых городах доля браков между уроженцами своего уезда составляла 90-92 %, в том числе, 1/3 браков заключалась между выходцами из одного села. Такие особенности брачной структуры создавали широкое поле для проявления эффектов инбридинга. Для крупных городов уже в этот период были характерны гетеролокальные браки, а доля гомолокальных браков была значительно ниже (табл. 4.2).

Таблица 4.2. Параметры брачной структуры в различных городах России и Украины

Годы	Гомолокальные браки (%)	Брачные расстояния (км)	Межнациональные браки (%)
Москва			
1892-1918	12,49	256±7	5,2 (14,7 в 1936г.)
1955	9,65	503±14	14,8
1980	37,20	646±29	16,5
1994-1995	41,70	541±24	22,1
Курск ¹			
1865-1873	63	78,39±6,56	
1895-1900	50	140,57±9,63	
1960	12		7,71
1967-1970	14	746,27±48,51	
1989	27		7,39
1993-1995	32	847,53±52,41	
Белово ⁷			
1970	18		16,50
1994-1999	37		10,92
Белгород ²			
1960	5,2	590±39	16,9
1985	13,2	796±35	14,9
1995	22,0	891±43	15,6
Харьков ³			
1960	5,8-12,6	548	48,1
1985	19,9-26,7	721	51,4
1993	30,03-30,83	627	52,0
Донецк ⁴			
1960	12	654±23	52,3
1985	23	658±28	54,5
1992	46	536±36	52,0
Полтава ⁵			
1960	12,3	476±38	27,9
1985	17,1	658±34	33,1
1995	38,9	450±31	26,2
Луганск ⁶			
1960	12,12	654,1±17,9	48,4
1985	24,41	759,5±21,6	50,9
1990	30,54	717,9±21,7	52,0
2000	43,15	593,5±31,1	60,0
Евпатория ⁸			
1960-1961	4	960±37	39,4
1985	8	1397±55	43,9
1994-1995	15	1171±40	46,6

¹ Иванов и др., 1996; Васильева, 2002; ² Атраментова, Филипцова, 2005б; ³ Атраментова, 1991а; Атраментова и др., 2002а; ⁴ Атраментова и др., 2000; ⁵ Атраментова, Филипцова, 1999; ⁶ Атраментова, Анцупова, 2005, 2007; ⁷ Лавряшина, Ульянова, 2005; ⁸ Атраментова, Мещерякова, 2007.

Так, в Курске доля браков между уроженцами города составляла 50-63 %, а доля браков между выходцами из Курского уезда – 23-25 % (Васильева, 2002). В Москве доля браков между местными уроженцами и в конце XIX в. и в середине XX в. составляла всего 10-12 %; 2/3 браков заключались между мигрантами, остальные – между москвичами и приезжими. (Правда, не следует забывать, что в это время в городах, помимо браков между коренными жителями, заключалось еще и много изолакальных браков между мигрантами). В 1960-70-е годы в Курске доля браков между курянами составляла лишь 12-14 % (Иванов и др., 1996; Васильева, 2002); примерно такие же цифры наблюдались в этот период в Харькове, Донецке, Полтаве и Луганске (Атраментова, 1991а; Атраментова, Филипцова, 1999; Атраментова и др., 2000; Атраментова, Анцупова, 2005, 2007), а в Белгороде они были еще ниже (Атраментова, Филипцова, 2005а). Таким образом, население крупных городов уже более столетия характеризуется принципиально иным типом популяционной структуры, который можно с полным основанием назвать аутбредным.

Следует отметить, что этот процесс затронул и малые города – так в городах Кореновск и Усть-Лабинск Краснодарского края индекс эндогамии (доля гомолокальных браков) составил 17,4% и 19,5%, соответственно (Сладкова и др., 1990); в городах Миллерово и Цимлянск Ростовской области – 34% и 19%, соответственно (Кривенцова и др., 2005); в г. Белово Кемеровской обл. – 18% в 1970-е и 37% в 1990-е годы (Лавряшина, Ульянова, 2005); в г. Удомля Тверской обл. – 1% в 1990 г. и 5% в 1999 г.; в г. Осташков Тверской обл. – 43% (Зинченко и др., 2004); в г. Цивильск Республики Чувашия – 6% в 1970-е и 7% в 1990-е годы; в г. Глазов Республики Удмуртия, для русских – 27% в 1970-е годы и 47% в начале 2000-х, для удмуртов – 14% и 29% в те же годы (Ельчинова и др., 2007); в г. Баймак Республики Башкортостан – 28%. (Мурзабаева и др., 2009); в г. Арск Республики Татарстан – 17% (Ельчинова и др., 2013). Очевидно, что во всех этих городах доля браков между их уроженцами меньше 50%, а в некоторых – меньше 10%, что вновь возвращает нас к вопросу о территориальных границах городской популяции и размерности той административно-территориальной единицы, которую можно считать популяцией (район, область, край?).

К концу XX в. доля гомолокальных браков во всех изученных крупных городах возросла, но все же составляет меньшую часть всех брачных союзов (от 22 % в Белгороде до 46 % в Донецке). В Москве примерно такую же величину составляют браки между коренными москвичами и приезжими, при этом заметно снизилась доля браков между мигрантами – до 18-20 %. Эти изменения отражают снижение коэффициентов брачной миграции, являющееся следствием административных мер по ограничению численности городского населения (см. главу о миграции). Если многие городские популяции стали в

последнее время более «закрытыми», то сельские – наоборот, более «открытыми», при этом уровень аутбридинга во всех типах популяций с различным уровнем урбанизации становится примерно одинаковым.

Другим генетическим параметром, отражающим степень генетических различий между брачными партнерами, а, следовательно, и уровень аутбридинга, является расстояние между местами рождения супругов. Во второй половине XIX в. среднее арифметическое брачное расстояние составляло для сельского населения Курской обл. всего 7 км, для малых городов – 15–20 км, в Курске – 78 км; на рубеже XIX и XX вв. – 141 км в Курске и 256 км в Москве (табл. 4.2). К концу XX в. этот параметр в сельской местности Курской обл. стал даже выше, чем в малых городах (463 и 431 км, соответственно), а в Курске возрос до 847 км. В крупных городах Украины среднее брачное расстояние было максимальным в 1980-е годы (658-759 км). В Евпатории в 1985 г. – почти 1400 км. В Москве в 1980-е годы среднее брачное расстояние для русских составило 646 км, а к концу века уменьшилось до 541 км; в межэтнических браках расстояние последовательно возрастает – до 1300 км в 1990-е годы. Столь большие расстояния свидетельствуют о широте круга брачных связей современных горожан. Для сравнения: в Кембридже (Великобритания) в 1970-е годы среднее брачное расстояние составило для разных социальных групп населения от 48 до 74 миль (Mascie-Taylor, 1986).

Наиболее наглядный показатель аутбридинга – увеличение доли межнациональных браков. До революции 1917 г. межнациональные браки в Центральной России являлись редким исключением (Бромлей, 1983). Так, даже в 1925 г. 99 % браков, заключенных русскими мужчинами на территории Европейской части РСФСР, были внутринациональными. Этнический состав городского населения неизбежно становился более пестрым, чем в окружающей сельской местности. Но все же и в Москве доля межэтнических браков до революции не превышала 5%, во многом вследствие ограничений, накладываемых брачным законодательством на межконфессиональные браки. В период существования СССР успешно реализовывалась концепция «плавильного котла» (Сусоколов, 1987; Волков, 1989), что нашло отражение в термине «советский народ». К 1936 г. доля смешанных браков в Москве выросла почти в 3 раза, а в последней изученной нами брачной когорте 1994-1995 гг. – превысила 22% (табл. 4.2). Примерно такие же масштабы межнациональных браков характерны и для многих других городов России (Белгород, Ангарск, Томск) и прежнего СССР (Алма-Ата, Ашхабад), а в некоторых городах Украины (Харьков, Донецк, Луганск) смешанные браки (в основном русско-украинские) составляют более половины (табл. 4.2; рис. 4.1). Есть примеры и противоположной динамики: в г. Белово Кемеровской обл. за период с 1970 по 1999 гг. доля межнациональных браков

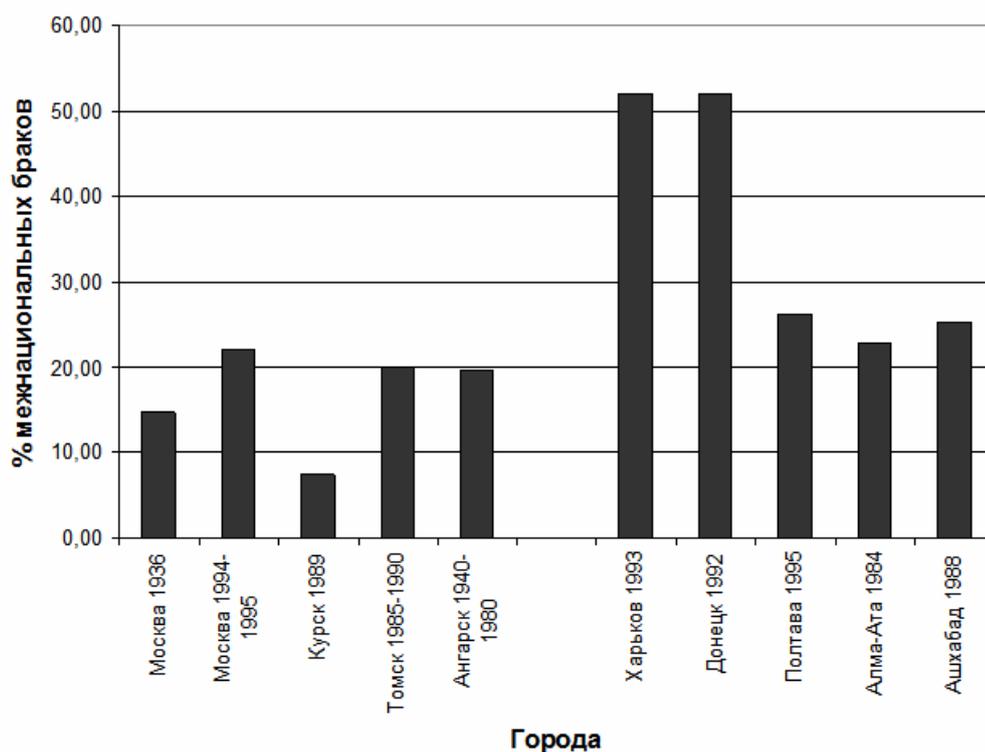


Рис. 4.1. Доля межнациональных браков в городах РФ и СНГ

снизилась с 16,5% до 10,9% (Лавряшина, Ульянова, 2005).

Расчеты показывают, что в середине 1990-х годов даже в Москве масштабы межэтнической брачности (22 %) в целом еще не достигли уровня панмиксии (26 %); при этом разные этнические группы находятся на разных этапах этого пути (рис. 4.2) (Курбатова, Победоносцева, 2004). Дальше всего от состояния панмиксии находятся этнические группы, относящиеся к мусульманской конфессии, в то время как почти все этнические группы, представляющие христианские конфессии (за исключением армян, грузин и осетин), достигли или почти достигли этого состояния. К 1999 г. доля межэтнических браков, заключенных русскими женщинами, даже превысила уровень, ожидаемый при панмиксии, что и является истинным свидетельством наступления эры аутбридинга в московской популяции. Этот сдвиг, произошедший всего за 5 лет, отражает процесс снижения положительной брачной ассортативности по национальному признаку (или ее полное исчезновение у русских), рассмотренный в предыдущем разделе.

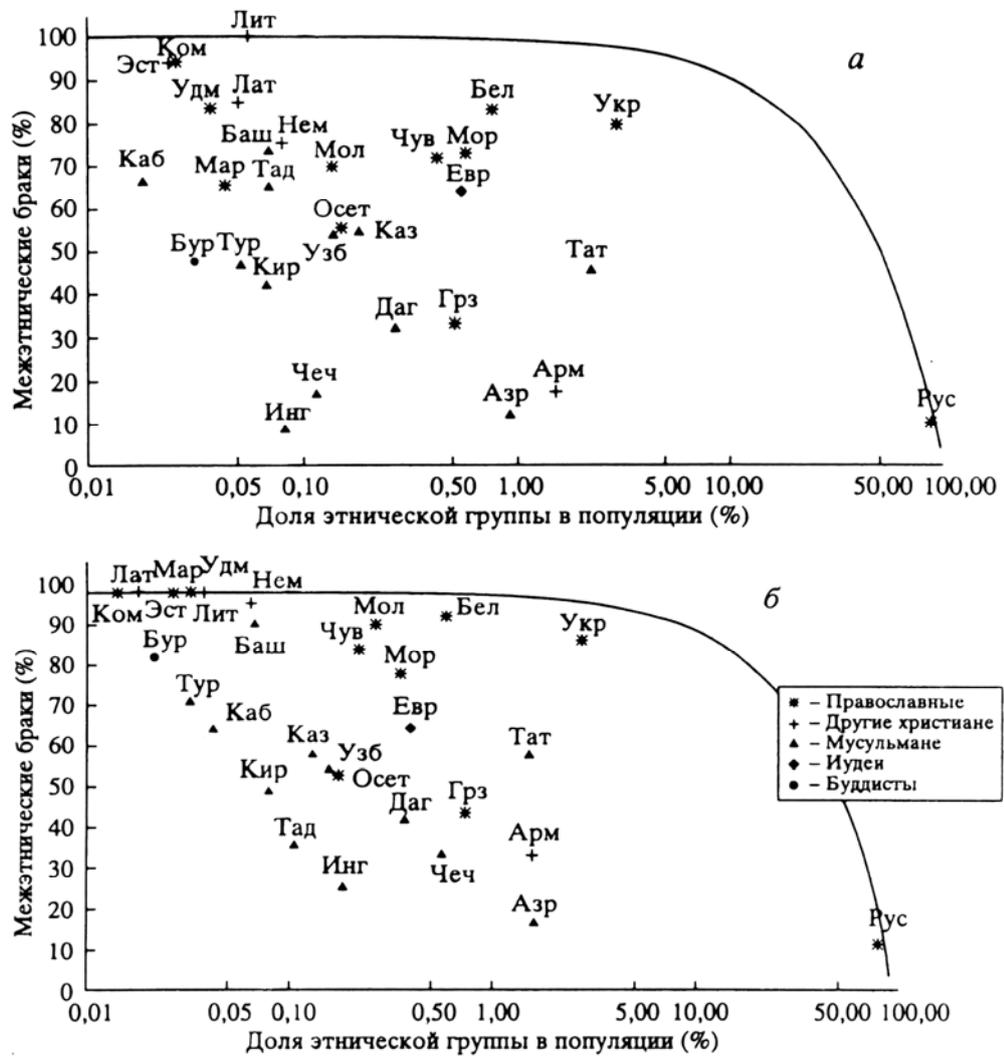


Рис. 4.2. Доля межэтнических браков, заключенных женщинами разных национальностей в Москве

а – 1994 г., **б** – 1999 г. Теоретическая кривая – доля браков в условиях панмиксии ($Y = 100 - X$). На оси X – логарифмический масштаб.

4.3. Генетические последствия аутбридинга (на примере межэтнических браков в Москве)

Для анализа этой проблемы необходимо вернуться к модели «изоляты», предположив, что разные этнические группы Москвы представляют собой отдельные субпопуляции, поток генов между которыми происходит в результате смешанных браков (см. раздел о миграции). Генетические последствия смешения генофондов разных этнических групп будут зависеть от структуры межнациональных браков. В московской популяции в межнациональные браки вступают в основном русские женщины – такие союзы составляют в разные годы от 55% до 63% от всех смешанных браков (табл. 4.3). Если в 1955 г. в их структуре преобладали русско-украинские, то к 1995 г. с ними почти сравнялись по частоте браки с армянами, грузинами и азербайджанцами, а традиционных для Москвы русско-еврейских, и русско-белорусских браков стало заметно меньше. Заметно увеличивается со временем доля браков между русскими женщинами и представителями северо-кавказских этносов. Для браков между русскими и представителями народов Кавказа особенно выражена гендерная асимметрия – браков между русскими мужчинами и кавказскими женщинами намного меньше (Курбатова, 1998; Курбатова и др., 2002; Курбатова, Победоносцева, 2004). Интересно отметить, что для русско-татарских браков такая асимметрия не характерна – соотношение числа браков русский х татарка и русская х татарин почти равное. Распространенность браков между русскими и мусульманами можно приблизительно оценить, просуммировав число браков с татарами, азербайджанцами и представителями народов Северного Кавказа. Получается, что в Москве в последние годы таковым является каждый пятый межнациональный брак (каждый четвертый – для женщин и каждый шестой – для мужчин). Социокультурные аспекты такого смешения представляют несомненный интерес не только для специалистов, но и для городской администрации.

Если говорить о генетических последствиях для конкретных этнических групп, то следует в первую очередь определить направление потоков генов, которое будет зависеть от выбора национальности потомками от смешанных браков. Анализ соответствующих данных (индексов этнонимии) показывает, что в 1990-е годы в Москве большинство потомков межнациональных браков с участием русских при получении паспорта выбирали русскую национальность (табл. 4.4) (см. Курбатова, Победоносцева, 2004). Поэтому, поток генов направлен в основном в сторону русских, а это означает, что генофонд русского населения Москвы как губка впитывает гены других этносов.

Таблица 4.3. Структура межнациональных браков в Москве

Тип брака	1955	1980	1994 - 1995	Тип брака	1955	1980	1994 - 1995
русский -украинка	10,10	10,70	11,39	русская -украинец	22,89	19,15	13,29
русский-армянка	0,21	3,23	2,69	русская-армянин	2,89	4,23	11,87
русский-татарка	3,30	6,97	3,01	русская-татарин	2,06	6,22	3,64
русский-еврейка	3,92	2,74	2,53	русская-еврей	10,31	7,96	4,43
русский-белоруска	5,57	3,23	2,69	русская-белорус	9,28	4,98	1,74
русский-мордовка	2,68	1,99	0,95	русская-мордвин	1,65	0,75	0,16
русский-грузинка	0,62	0,75	1,27	русская-грузин	1,24	1,74	8,70
русский-азербайджанка	0,41	0,25	0,63	русская-азербайджанец	1,03	2,49	6,80
русский-др.народы Кавказа	0,00	0,75	1,74	русская-др.народы Кавказа	0,21	1,00	4,43
русский-другая	3,71	8,71	5,06	русская-другой	11,34	6,22	6,01
всего	30,52	39,30	31,96	всего	62,89	54,73	61,07

Примечание: другие типы межнациональных браков (без участия русских) составляли в 1955 г. - 6,60%; в 1980 г. - 5,97%; в 1994-1995 гг. - 6,96%.

Таблица 4.4. Индексы этнонимии в Московской популяции

(по данным микропереписи 1994 г.)

Тип брака	I_{R1}	Тип брака	I_{R2}
русская-украинец	0,935	русский-украинка	0,965
русская-армянин	0,738	русский-армянка	0,934
русская-татарин	0,869	русский-татарка	0,936
русская-еврей	0,934	русский-еврейка	0,922
русская-белорус	0,947	русский-белоруска	0,983
русская-мордвин	0,987	русский-мордвинка	0,993

Примечание: I_{R1} , I_{R2} - доля потомков, выбирающих русскую национальность

Величину этого потока можно оценить, преобразовав матрицу «национальность мужа — национальность жены» в матрицу «родитель – потомок» с учетом индексов этнонимии. Вклад русских матерей в генофонд русских (по самоидентификации) детей ($R_{\square} \rightarrow R$) и соответствующий вклад русских отцов ($R_{\square} \rightarrow R$) выражаются следующим образом:

$$R_{\square} \rightarrow R = \frac{(RxR) + (RxR)I_{R1}}{(RxR) + (RxR)I_{R1} + (FxR)I_{R2}}$$

$$R_{\delta \rightarrow R} = \frac{(RxR) + (RxF)I_{R2}}{(RxR) + (RxF)I_{R1} + (FxR)I_{R2}}$$

где (RxR) – число внутринациональных браков русских; (RxF) – число браков между русскими женщинами и мужчинами других национальностей; (FxR) число реципрокных браков; I_{R1} и I_{R2} – индексы этнонимии (доля потомков, выбирающих русскую национальность) для прямых и реципрокных браков.

Соответственно вклад матерей и отцов других национальностей в генофонд русских детей ($F_{\varphi \rightarrow R}$ и $F_{\delta \rightarrow R}$) будет выглядеть следующим образом:

$$F_{\varphi \rightarrow R} = \frac{(FxR)I_{R2}}{(RxR) + (RxF)I_{R1} + (FxR)I_{R2}}$$

$$F_{\delta \rightarrow R} = \frac{(RxR)I_{R1}}{(RxR) + (RxF)I_{R1} + (FxR)I_{R2}}$$

Результаты соответствующих расчетов приведены в табл. 4.5. Они показывают, что в конце XX в. вклад русских матерей в генофонд следующего поколения русских детей составляет 93 %, а отцов – 88 %. Соответственно, поток генов других этнических групп в генофонд русских москвичей за поколение составляет $m=0,07$ по материнской линии и $m=0,12$ – по отцовской. Максимальный вклад в этот поток на протяжении многих лет вносят украинцы, однако в последние годы заметно возрос поток генов закавказских народов по отцовской линии.

Таблица 4.5. Вклад отцов и матерей разных национальностей в генофонд русских детей

(по данным о браках, заключенных в период с 1955 по 1995 гг.)

Год	1955		1980		1994-1995	
	отцы	матери	отцы	матери	отцы	матери
Русские	90,92	95,33	91,41	93,39	88,01	92,79
Украинцы	3,41	1,55	3,16	1,82	2,94	2,60
Белорусы	1,40	0,87	0,83	0,56	0,39	0,62
Евреи	1,54	0,58	1,31	0,45	0,98	0,55
Татары	0,29	0,49	0,95	1,15	0,75	0,67
Армяне	0,34	0,03	0,55	0,53	2,07	0,59
Грузины	0,15	0,09	0,23	0,12	1,52	0,28
Азербайджанцы	0,12	0,06	0,32	0,04	1,19	0,14
Мордва	0,26	0,42	0,13	0,35	0,04	0,22
Другие	1,58	0,56	1,10	1,59	2,13	1,53

Динамика этого процесса в поколениях, отраженная на рис. 4.3, выражается формулой

$$M = 1 - (1 - m)^t,$$

где M – доля “примеси чужих генов” через t поколений; m – величина потока генов за поколение (коэффициент миграции) (Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971).

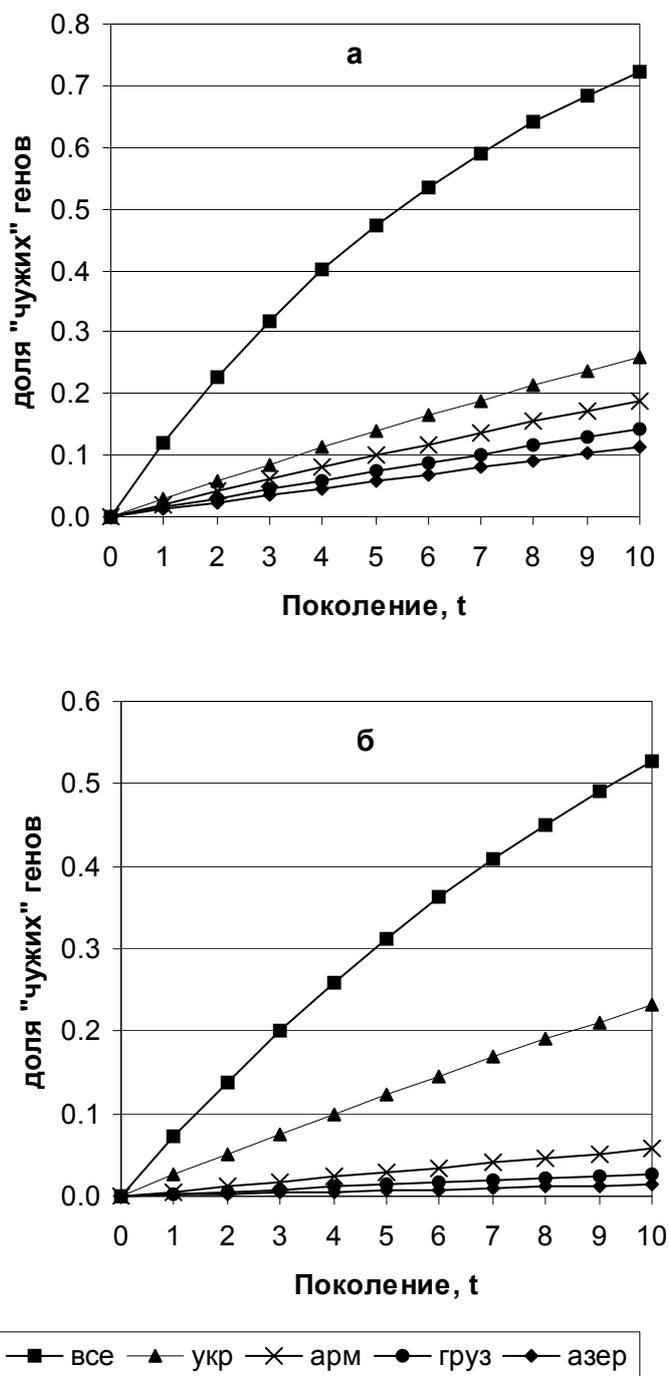


Рис. 4.3. Поток генов другой национальности в генофонд русских детей
а – по линии отцов, б – по линии матерей

Итог этого анализа заключается в следующем: генный поток по линии отцов (рис. 4.3а) приводит к тому, что через десять поколений генофонд русских Москвы на 70 % будет состоять из «чужих генов» (эта динамика будет характерна для Y-сцепленных генов), а по материнской линии (рис. 4.3 б) «примесь» будет составлять половину генофонда (для митохондриальных генов). Для аутосомных генов динамика будет выглядеть усредненным образом. Располагая данными о частотах генетических маркеров в этнических группах, принимающих участие в смешении, на основе этой модели можно рассчитать динамику для конкретного локуса (как это сделано в разделе о миграции).

Таким образом, генетические последствия смешанных браков для русского населения Москвы состоят в постоянном увеличении уровня генетической изменчивости, что может обусловить своеобразие генофонда русских москвичей, по сравнению с генофондом русского этноса в целом. С другой стороны, асимметричный выбор национальности потомками от смешанных браков является единственным демографическим фактором, способствующим поддержанию численности русских в столице. Что касается других этнических групп Москвы, то их генетическое разнообразие значительно не изменится, поскольку поток «чужих» генов в их генофонд невелик. Так, в семьях, где муж русский, а жена татарка, лишь 6,4 % детей выбирают материнскую национальность, а в семьях, где муж татарин, а жена русская, 13,1 % потомков предпочитают этническую принадлежность отца. Такой выбор (самоидентификация) является единственным фактором, направленным на снижение численности «этнических меньшинств» в столице.

Следовательно, процессы аутбридинга в Москве по-разному влияют на уровни генетического разнообразия и размеры самого многочисленного этноса – русских и малочисленных этнодисперсных групп.

4.4. Потоки генов между этническими группами трех мегаполисов по данным анкетирования

По данным анкетирования, проведенного нами в 2005-2010 гг. в трех мегаполисах (Курбатова и др., 2013), наибольшая доля межнациональных браков наблюдается в Харькове (одна треть), чуть меньше в Минске, наименьшая в Москве (10%) (табл. 4.6). В Москве и Харькове в структуре межэтнических браков преобладают союзы между русскими и украинцами, в Минске – союзы между белорусами и русскими. Здесь следует отметить, что приведенные цифры характеризуют структуру браков в предшествующем поколении – поколении родителей анкетлируемых лиц, т. е. браков, заключенных в Москве в 1940-е, в Харькове – в 1960-е, а в Минске – в 1970-е годы. В последующие годы, как показано в

предыдущих разделах, доля межнациональных браков в Москве намного выше: для браков, заключенных в 1994-95 гг., – 22%. В Харькове среди браков, заключенных в 1993 г., доля межэтнических составляла 52 % (Атраментова, Филипцова, 1998).

Таблица 4.6. Брачная структура населения трех мегаполисов в отношении национальности (в %)

Тип брака	Москва	Харьков	Минск
Внутринациональные В том числе	90.24 рус x рус 75.26 укр x укр 2.44	66.67 укр x укр 40.85 рус x рус 24.41	69.16 бел x бел 61.22 рус x рус 5.67
Межнациональные В том числе	9.76 рус x укр 4.88 рус x евр 1.04	33.33 укр x рус 27.70 укр x бел 1.88 рус x бел 1.41	30.84 бел x рус 18.82 бел x укр 4.08 бел x пол 2.04 бел x евр 0.91

В каждом из трех мегаполисов в межнациональные браки вступают в основном представители наиболее многочисленной национальности, а потомки от смешанных браков самоопределяются в большинстве как «русские» в Москве, «украинцы» – в Харькове и «белорусы» – в Минске. Поэтому потоки генов направлены на повышение генетического разнообразия доминирующей группы.

На основе данных о национальности предков анкетированных лиц и их собственной этнической идентификации рассчитаны интенсивность и структура потока генов в наиболее многочисленную этническую группу каждого из трех мегаполисов. Поток рассчитан отдельно по отцовской и материнской линии с учетом только национальности родителей (поток 1), а также с учетом национальности бабушек и дедушек (поток 2). В последнем случае отдельно рассматривается вклад дедушек со стороны отца, маркирующий динамику Y-хромосом (поток 2Y), и бабушек со стороны матери, маркирующий динамику митохондриального генома (поток 2mt). Результаты расчетов приведены в табл. 4.7.

Таблица 4.7. Вклад разных этнических групп в генофонд коренного населения трех мегаполисов (в %)

Вклад	Русские, Москва						Украинцы, Харьков						Белорусы, Минск					
	По линии отцов			По линии матерей			По линии отцов			По линии матерей			По линии отцов			По линии матерей		
	П 1	П 2	П 2У	П 1	П 2	П 2mt	П 1	П 2	П 2У	П 1	П 2	П 2mt	П 1	П 2	П 2У	П 1	П 2	П 2mt
Русских	92.34	90.28	90.87	95.26	94.09	93.91	15.67	15.88	18.42	22.96	24.28	26.56	10.11	9.93	10.92	9.52	10.34	9.57
Украинцев	4.43	5.21	5.29	3.16	3.28	3.04	83.58	83.26	79.82	75.56	71.19	69.53	2.39	3.50	4.48	2.38	2.68	2.66
Белорусов	нет	нет	нет	нет	нет	нет	нет	нет	нет	0.74	1.23	0.78	85.11	81.68	79.55	85.98	81.61	82.18
Евреев	0.81	0.95	0.96	0.39	0.66	1.30	нет	0.43	0.88	0.74	0.82	0.78	0.80	0.84	0.84	0.26	0.54	0.53
Поляков	нет	0.24	нет	нет	0.66	1.30	0.75	0.43	0.88	нет	0.41	нет	1.06	2.80	2.80	1.06	3.89	3.99
Других	2.42	3.32	2.88	1.19	1.31	0.43	нет	нет	нет	нет	2.06	2.34	0.53	1.26	1.40	0.79	0.94	1.06
Вклад «Чужих»	7.66	9.72	9.13	4.74	5.91	6.09	16.42	16.74	20.18	24.44	28.81	30.47	14.89	18.32	20.45	14.02	18.39	17.82
Количество национальностей	8	11	8	5	6	4	2	3	3	3	8	6	6	10	9	7	9	8

Примечание. Поток генов по отцовской линии: П 1 – с учетом национальности отцов; П 2 – с учетом национальности бабушек и дедушек со стороны отца; П 2У - учетом национальности дедушек со стороны отца (рассчитывается только для лиц мужского пола). Поток генов по материнской линии: П 1 – с учетом национальности матерей; П 2 – с учетом национальности бабушек и дедушек со стороны матери; П 2mt – с учетом национальности бабушек по материнской линии.

В Москве – для русских – по линии отца поток «чужих» генов в полтора-два раза больше и разнообразнее в этническом отношении (помимо украинцев, поляков и евреев, - армяне, татары, казахи, цыгане и многие другие), чем по линии матери. Поток $2Y$ составляет 9%, а поток $2mt$ – 6%. (Здесь следует еще раз напомнить, что эти расчеты характеризуют структуру браков, заключенных москвичами в 1940-х годах, а в середине 1990-х поток генов составлял уже 12% по отцовской линии и 7% по материнской, см. табл. 4.5).

В Минске – для белорусов – потоки генов по отцовской и материнской линиям практически одинаковы и имеют в основном славянские истоки. Поток $2Y$ составляет 20%, а поток $2mt$ – 18%. Можно отметить лишь большой вклад по отцовской линии украинцев и евреев, а по материнской – поляков.

Наибольший поток генов иных этнических групп наблюдается для украинцев Харькова, причем, в отличие от Москвы, по материнской линии он в полтора раза интенсивнее и разнообразнее, чем по мужской. В то же время почти весь этот поток за счет русских, белорусов, поляков и других славян. Поток $2Y$ составляет 20%, а поток $2mt$ – 30%. Интересно отметить, что в генофонде коренного населения всех трех мегаполисов присутствует вклад цыган.

Таким образом, для русских Москвы и украинцев Харькова прогнозируется неодинаковая динамика частот генов разной локализации (аутосомных, сцепленных с полом и митохондриальных). Поскольку в Москве поток генов по отцовской линии в два раза интенсивнее, чем по материнской линии, наиболее интенсивной будет динамика частот маркеров Y -хромосомы. В Харькове, напротив, можно было бы ожидать более выраженную динамику для митохондриального генома, однако, поскольку в основном вклад за счет русских (генетически схожих), заметных изменений не произойдет. В Минске гендерной асимметрии потоков генов не наблюдается, поэтому динамика частот генов разной локализации будет практически одинаковой.

Основанный на моделях популяционной генетики прогноз динамики генофонда этнической группы, принимающей поток генов иных групп, показывает (рис. 4.4), что при величине потока генов $m = 0,1$ через 10 поколений генофонд «основной» этнической группы будет замещен более чем на 60% (такая динамика ожидается у русских москвичей для маркеров Y -хромосомы); при $m = 0,2$ – на 90% (ожидается для маркеров Y -хромосомы у украинцев Харькова и белорусов Минска); при $m = 0,3$ – на 95% (ожидается у украинцев Харькова для митохондриального генома). Отсюда следует, что уровень генетического разнообразия русских Москвы, украинцев Харькова и белорусов Минска с течением времени будет возрастать.

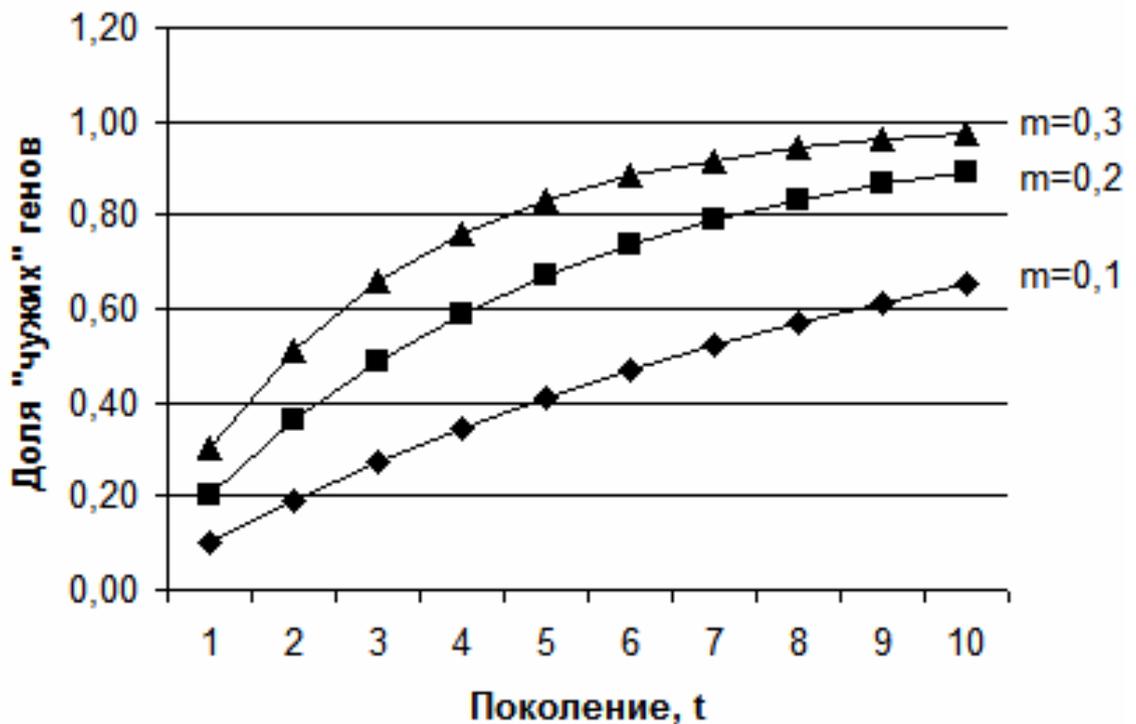


Рис. 4.4. Динамика генофонда «основной» национальности под воздействием потока генов разной интенсивности ($m = 0,1$; $m = 0,2$; $m = 0,3$) от иных этнических групп.

Вывод о высокой степени генетического разнообразия «коренного» населения мегаполисов можно проиллюстрировать при помощи еще одного методического приема: в соответствии с генеалогическими данными анкет, семьи анкетированных лиц «основной» национальности в каждом из трех мегаполисов были распределены по степени экзогамии на 6 категорий (рис. 4.5). Статистические различия между всеми тремя распределениями достоверны: между русскими Москвы и украинцами Харькова $\chi^2=25,20$; $d.f. = 5$; $P<0,001$; между русскими Москвы и белорусами Минска $\chi^2=92,83$; $d.f. = 5$; $P<0,001$; между украинцами Харькова и белорусами Минска $\chi^2=13,94$; $d.f. = 5$; $P<0,05$. Средняя степень экзогамии жителей Харькова и Минска выше, чем у москвичей, во-первых, за счет более высокой доли браков между представителями славянских народов и, во-вторых, за счет более высокой у москвичей доли семей (более половины), все члены которых происходят из одного региона (Ех0). 37% украинцев Харькова и 41% белорусов Минска имеют в родословной предков иных национальностей, в основном славянских. Для русских Москвы эта цифра намного меньше – 15,5%, однако национальный состав предков более разнообразен.

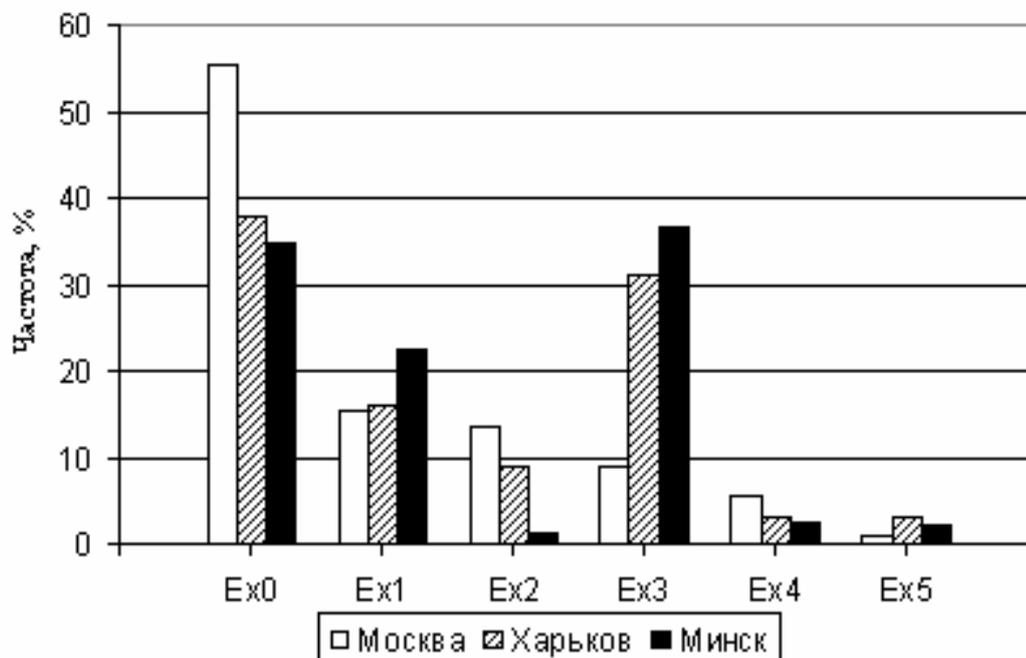


Рис. 4.5. Распределение жителей трех мегаполисов – русских Москвы, украинцев Харькова и белорусов Минска – по степени семейной экзогамии. *Ex0* – все предки одной национальности и происходят из одной области; *Ex1* – все предки одной национальности, но происходят из разных близлежащих областей; *Ex2* – все предки одной национальности, но происходят из разных удаленных друг от друга областей; *Ex3* – в родословной встречаются предки разных славянских национальностей; *Ex4* – в родословной встречаются предки славянской и одной неславянской национальности; *Ex5* – в родословной встречаются предки более двух национальностей.

4.5. Значение полученных результатов для проблемы формирования генетических баз данных по населению мегаполисов

Основной вывод из этой части исследования состоит в том, что население мегаполиса представляет собой популяцию смешанного происхождения в отношении признаков «национальность», «место рождения». Это касается и «основных» (наиболее многочисленных) этнических групп мегаполиса. Поэтому в мегаполисе невозможно формировать выборки по признаку «чистой» этничности и автохтонности. Так, выбирая только тех индивидуумов, все предки которых принадлежат к коренной национальности и

родились в данном городе, в Москве из выборки 295 чел. остается всего 14 чел. (6 мужчин и 8 женщин); в Харькове из выборки 218 чел. – 4 чел. (2 мужчин и 2 женщины); в Минске из выборки 447 чел. – 14 чел. (3 мужчин и 11 женщин). Очевидно, что, в отличие от традиционных сельских популяций, в мегаполисах доля индивидуумов, все предки которых являются коренными жителями, ничтожно мала: 4,75% – в Москве, 1,83% – в Харькове и 3,13% – в Минске.

Характерное для мегаполисов широкое распространение межэтнических браков порождает потоки генов между этническими группами, что обуславливает высокую степень генетического смешения. Наиболее высокий уровень метисации наблюдается у наиболее многочисленной этнической группы мегаполиса. Это происходит потому, что потомки от смешанных браков чаще выбирают «основную» для данного города национальность. Если формировать выборки «коренной» или «основной» для данного мегаполиса национальности на основе этнического самоопределения исследуемых лиц, то при анализе данных о предках мы наблюдаем «эффект воронки», т.е. чем больше мы углубляемся в родословную по восходящей линии, тем больше разных национальностей мы обнаруживаем, а в итоге – происходит свертывание потока генов всех этих этнических групп в одну «воронку». Например, в выборке «русских» москвичей среди отцов мы встречаем 8 других национальностей, среди бабушек и дедушек со стороны отца – 11 других национальностей; для белорусов Минска эти цифры составляют 6 и 10 соответственно. При этом следует учитывать, что потоки генов в «основную» национальность по отцовской и материнской линии могут быть неодинаковыми, что обуславливает неодинаковую динамику частот генов разной локализации, и, кроме того, в разных городах гендерные различия могут быть с разным знаком. Разработанная нами методология позволяет прогнозировать динамику частот генов для наиболее многочисленных этнических групп мегаполисов. Проведенный генетико-демографический анализ предполагает, что внутривнутрипопуляционное генетическое разнообразие как русских, так и украинцев и белорусов в разных мегаполисах может различаться и, в свою очередь, отличаться от такового в сельской глубинке.

В то же время, как было показано в Главе 3, новые этнические диаспоры, недавно обосновавшиеся в мегаполисе, могут быть крайне замкнутыми как в культурном, так и в генетическом отношении, что проявляется в эффекте положительной брачной ассортативности и в формировании на территории города этнических кварталов, что также необходимо учитывать при формировании генетических баз данных – при наличии выраженной стратификации популяции следует формировать отдельные базы для «анклавов».

Нельзя сбрасывать со счетов и межпоколенные различия – молодое поколение более разнообразно в этническом и, следовательно, в генетическом отношении. Поэтому выборки, характеризующие референтную популяцию, должны быть, по возможности, выровнены в отношении возрастного состава.

Таким образом, при формировании генетических баз данных для населения мегаполиса должен сохраняться основной принцип – «референтная популяция» создается для отдельных этнических групп, однако при этом не следует стремиться к «чистоте» выборки в отношении этнического происхождения предков и их укорененности — достаточно этнической самоидентификации и факта проживания в данном мегаполисе (иначе выборка превратится в абстракцию – станет исчезающей мала и не будет отражать «наличное» население). Данные по наиболее многочисленным этническим группам должны формироваться отдельно для разных мегаполисов (например, русские Москвы и русские Минска или татары Москвы и татары Казани).

Для популяции в целом распространение межэтнических браков приводит к уменьшению генетических различий между этнодисперсными группами (межсубпопуляционного разнообразия). В то же время изменение размеров этнических групп в городской популяции зависит не только от процессов ассимиляции и различий в темпах их миграционного прироста, но и от дифференциации темпов естественного воспроизводства. Влияние этого фактора требует отдельного рассмотрения.

ГЛАВА 5. ЕСТЕСТВЕННОЕ ВОСПРОИЗВОДСТВО И ОТБОР В ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ

5.1. Теоретические предпосылки

Важнейшим фактором популяционной динамики, влияющим на уровень генетического разнообразия, является естественный отбор, который особенно эффективен в больших популяциях (в малых – доминируют случайные флуктуации – дрейф генов). Отбор отсекает ту часть генетического разнообразия, которая выходит за пределы нормы, уменьшая тем самым генетический груз популяции (**элиминирующая функция**). В то же время отбор создает новые адаптивные комбинации генов и увеличивает их частоту, тем самым способствуя изменению генетической структуры популяции и ее процветанию (**творческая функция**).

Идеи Дарвина, получившие дальнейшее развитие в современной синтетической теории эволюции, сформировали представления о том, что отбор сыграл решающую роль в эволюции всех видов, в том числе и *Homo sapiens*. Однако, в ряде публикаций, появившихся в советский период, можно найти утверждения о том, что в современных урбанизированных популяциях человека отбор отсутствует, ибо развитие цивилизации освободило человечество от действия общебиологических закономерностей. Эти утверждения можно опровергнуть при помощи простого примера, приведенного в работе английского генетика Л. Пенроуза (L. Penrose), опубликованной в 1955 г. По его подсчетам, 15% человеческих эмбрионов погибают на ранних стадиях онтогенеза (спонтанные аборт), 3% родов заканчиваются мертворождениями, 2% новорожденных умирают в течение первого месяца жизни, еще 3% умирают до наступления репродуктивного возраста, 20% взрослых не вступают в брак и 10% браков бесплодны. Применительно к настоящему времени и к населению нашей страны эти цифры нуждаются в уточнении, которые будут сделаны в конце данного раздела, однако для нас в данном случае важен тот вывод, что примерно половина первичной популяции зигот не воспроизводится в следующем поколении. Согласно современным представлениям, отсеиваемых эмбрионов гораздо выше, чем предполагал Пенроуз: не менее 50-60% оплодотворенных яйцеклеток гибнет на самых ранних стадиях онтогенеза (до имплантации в матку или на ранних постимплантационных стадиях), но эти потери не поддаются клиническому учету, поскольку не имеют медицинских последствий (происходят незаметно для женщины). От 15 до 20% беременностей заканчиваются спонтанными абортами. По другим данным, из 1 млн. планируемых беременностей 580 тыс. завершаются летальным исходом (Дурнев и др., 2013). Особенно важно то обстоятельство, что значительная часть этих потерь генетически обусловлена (в 90% случаев – геномными мутациями). Больше половины (!) эмбрионов,

погибших в первом триместре беременности, и 6% плодов, погибших в перинатальном периоде, несут геномные или хромосомные мутации, в основном трисомии (Бочков, 1997; Дурнев и др., 2013); у мертворожденных более чем в 15% случаев причиной смерти являются врожденные пороки развития (ВПР), значительная часть которых также обусловлена генетическими факторами, в том числе новыми мутациями (Бочков, Лазюк, 1991). Благодаря элиминирующей функции отбора, частота хромосомных аномалий у живорожденных составляет только 0,5%, а частота ВПР – 6%. Это говорит о том, как много ошибок допускает природа при передаче наследственной информации из поколения в поколение, и о том, насколько эффективно действует отбор на пренатальных стадиях онтогенеза. И даже страшно подумать, насколько увеличился бы генетический груз, если бы этот тип отбора в современных популяциях человека перестал действовать!

Отбор на других стадиях онтогенеза также имеет генетическую основу. В развитых странах вклад генетических факторов в младенческую смертность составляет не менее 40%, причем 38% неонатальных смертей обусловлено ВПР (Бочков, Лазюк, 1991). Есть основания полагать, что вклад генетических факторов в детскую смертность намного больше приведенных значений, поскольку нелетальные мутации могут существенно снижать неспецифическую устойчивость детского организма к широкому спектру заболеваний как инфекционной, так и неинфекционной природы. В серии исследований, выполненных в лаборатории популяционной генетики ИОГен, показано, что пониженной приспособленностью обладают не только редкие генотипы мутационной природы, но и редкие межлокусные комбинации генов, составляющие сегрегационную компоненту генетического груза (Дубинин и др., 1976; Алтухов, Курбатова, 1990). В изменчивости ряда антропометрических признаков большую роль играет стабилизирующий отбор, отсекающий крайние фенотипические варианты (Karn, Penrose, 1951; Terrenato et al., 1981; Курбатова и др., 1991; Курбатова и др., 2011). Такой тип отбора проявляется не только в виде дифференциальной смертности и заболеваемости детей и взрослых (Алтухов и др., 1979; Ботвиньев и др., 1980; Алтухов и др., 1981; Курбатова и др., 1982), но и в форме дифференциальной плодовитости, максимум которой смещен несколько вправо от средних значений распределений весо-ростовых параметров в репродуктивной части популяции (Алтухов и др., 1986; Курбатова, 2003). В популяциях с отсутствием искусственной регуляции деторождения различия в плодовитости на 50% обусловлены генетическими факторами, а в популяциях, использующих контрацепцию и искусственное прерывание беременности, – лишь на 10% (Большакова, Ревазов, 1988).

Понятие биологической (дарвиновской) приспособленности. В концепции естественного отбора центральным является понятие дарвиновской приспособленности (*W*),

измеряемой числом потомков, оставляемых данным индивидуумом. Понятно, что для того, чтобы иметь потомков, индивидуум должен дожить до возраста репродукции. Поэтому, **индивидуальная приспособленность (W_i) складывается из двух компонент – выживаемости и плодовитости.** W_i обычно выражается в относительных единицах – как доля от приспособленности "наилучшего" генотипа, принимаемой равной 1. Так, приспособленность больных с наследственными патологиями, приводящими к смертельному исходу до наступления репродуктивного возраста или препятствующими размножению, равна 0 – так обстоит дело с большинством хромосомных аномалий и с многими моногенными заболеваниями, неизлечимыми на сегодняшний день (болезнь Тея Сакса), или в отсутствии адекватного лечения (гемофилия, фенилкетонурия). Ахондропластические карлики при относительно высокой продолжительности жизни имеют в среднем в пять раз меньше детей, чем люди нормального телосложения ($W = 0,2$). Некоторые наследственные болезни, несмотря на их фатальный характер, не слишком значительно снижают приспособленность больных благодаря позднему возрасту начала заболевания, к которому люди уже успевают обзавестись детьми (для хорее Гентингтона $W = 0,74$; шизофрении – $W = 0,5$ для мужчин и $0,8$ для женщин) (Фогель, Мотульски, 1990).

Индивидуальные различия в приспособленности (дифференциальная выживаемость/смертность и дифференциальная плодовитость) и создают поле действия отбора. Средняя приспособленность популяции является суммой адаптивных ценностей слагающих ее генотипов: $\bar{W} = \sum f_i W_i$. Отбор действует на уровне индивидуумов (индивидуальных генотипов), однако его результат проявляется на популяционном уровне: те индивидуумы, которые оставляют больше жизнеспособных потомков, преимущественно передают свои гены в следующее поколение в результате изменяется генофонд популяции и увеличивается ее приспособленность в целом.

Межгрупповой отбор

Современная демографическая картина мира характеризуется выраженными межрегиональными, межэтническими и межпопуляционными различиями в темпах естественного прироста, которые могут рассматриваться в терминах межгруппового отбора. Межрегиональная дифференциация складывается из различий в дорепродуктивной смертности и плодовитости под воздействием ряда социальных и экологических факторов. Межэтническая дифференциация по темпам естественного прироста в пределах одного региона или даже города обусловлена в основном различиями в плодовитости этноконфессиональных групп населения, связанными с особенностями их репродуктивного поведения (возраст вступления в брак, уровень брачности и разводимости, потребность в детях), которые зависят от культурных и религиозных традиций, экономических факторов,

уровня женского образования (Курбатова, 1991). Для городских популяций развитых стран, практикующих регулирование рождаемости, в настоящее время характерна однодетная семья. В то же время в крупных городах Европы и Америки в результате притока мигрантов из развивающихся стран Азии и Африки сформировались значительные мусульманские общины, соблюдающие религиозные запреты в отношении контрацепции и абортов и имеющие в среднем по 4-6 детей. В Северной Америке наблюдаются выраженные различия в рождаемости между группами населения европейского, латиноамериканского, африканского, азиатского и местного происхождения. «Мировыми рекордсменами» по средней плодовитости в XX в. были представители христианских протестантских сект (гуттериты, мормоны) США и Канады (в среднем 8 – 10 живорождений). Таким образом, различия в средней приспособленности групп населения даже в пределах одной страны могут достигать 10-кратных размеров.

В человеческой истории имеется ряд интересных примеров эффектов межгруппового отбора, которые иногда приводили даже к важным политическим последствиям (Gomila, 1975). Так, в Южно-африканской республике неравномерный естественный прирост разных пластов населения (африканского происхождения, британских колонистов, буров) стал одним из аргументов для обоснования политики апартеида. В Бельгии на протяжении всего XX в. фламандцы заметно опережали по естественному приросту валлонов, что вызывало озабоченность франкоязычной прессы. Наиболее яркий пример такого демографического соревнования – т.н. «война колыбелей» между франкоязычными католиками и англоязычными протестантами в процессе заселения восточных провинций Канады, в ходе которой первые достигли мирового рекорда плодовитости. В период 1680-1760 гг. популяция франкоканадцев удваивалась каждые 30 лет, а после английского завоевания – каждые 25 лет. Чрезвычайно высокая плодовитость франкоканадцев способствовала тому, что они сохранили себя как группу в культурном и биологическом отношении и не растворились в среде более многочисленных иноязычных мигрантов.

Значительные межэтнические различия по показателям естественного прироста были характерны и для населения бывшего СССР (Бондарская, Дарский, 1988), а в настоящее время сохраняются в многонациональном населении РФ и ее мегаполисов. Важным демографическим следствием является изменение национального состава популяции. Разработанный нами (Курбатова и др., 2002; Курбатова, Победоносцева, 2004) прогноз динамики этноконфессионального состава предполагает, что при сохранении современных различий в темпах естественного и миграционного приростов доля русских в России может сократиться до 76% к 2025 г. (по данным переписи 2002 г. русские в России составляли 80%). Ожидается сокращение представительства евреев, немцев, народов Прибалтики, но

заметное увеличение доли народов Кавказа и Средней Азии. При этом существенно изменится соотношение христианской и мусульманской общин. Расчеты демографов (Богоявленский, 1999) показывают, что в России соотношение православного и мусульманского мира уже значительно изменилось на протяжении XX в.: в 1926 г. – 16 : 1, а в 1999 г. – 10 : 1. В дальнейшем прогнозируется еще большая деформация этноконфессиональной структуры РФ.

Для мира в целом определяющей демографической тенденцией будет дифференциальный естественный прирост населения отдельных культурно-религиозных макрорегионов – «цивилизаций» или «цивилизационных комплексов», по определению С. Хантингтона. Демографическая служба ООН прогнозирует к 2050 г. увеличение удельного веса мусульманской (до 20%) и африканской (до 17%) цивилизаций на фоне сокращения конфуцианско-буддийской (до 22%) и христианской (до 11%). При этом уменьшится в полтора раза и составит к середине XXI в. 8,9% доля населения стран с господствующей западнохристианской традицией, а демографический потенциал восточнохристианской цивилизации сократится в 2 раза и составит всего лишь 2,2% (Белокрыцкий, 1999).

Генетическим следствием динамики национального состава будет изменение в последующих поколениях частот тех генных маркеров, распределение которых имеет выраженную этнорегиональную специфику. В ряде исследований уже давно предсказано влияние межгруппового отбора на мировое распределение частот генов систем групп крови *ABO* и *Rhesus* (Thompson, 1972; Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971). При этом кардинальное отличие межгруппового отбора от внутригруппового состоит в том, что прогнозируемое увеличение частоты какого-либо аллеля никак не связано с его селективной ценностью.

Как измерить интенсивность отбора в популяции. В популяционной генетике человека существуют методы, позволяющие оценить интенсивность отбора и его компоненты, связанные с дифференциальной смертностью и дифференциальной плодовитостью, на основе данных демографической статистики. Наиболее часто используемый показатель – *индекс Кроу* или *индекс тотального отбора* (Crow, 1958), в основу которого положена фундаментальная теорема естественного отбора Р. Фишера. Этот показатель называют также *индексом потенциального отбора*, поскольку он дает максимально возможную оценку интенсивности отбора в предположении, что все индивидуальные различия в приспособленности обусловлены генетически.

Интенсивность отбора, связанного с дифференциальной смертностью (I_m), оценивается следующим образом:

$I_m = P_d/P_s$, где P_d и P_s – доля индивидуумов, соответственно умерших и доживших до наступления репродуктивного возраста ($P_d + P_s = 1$).

Интенсивность отбора, связанного с дифференциальной плодовитостью (I_f), можно оценить, зная среднее число потомков, приходящееся на одного индивидуума с завершённым репродуктивным периодом (\bar{k}), и межсемейные различия в числе потомков, измеряемые дисперсией (V_k):

$$I_f = V_k / \bar{k}^2.$$

Если бы все индивидуумы имели равное число детей, то отбор бы отсутствовал ($V_k=0$; $I_f=0$). В реальности, размер потомства варьирует в широком диапазоне: от 0 до 20 и более. В популяциях, где отсутствуют меры ограничения рождаемости, среднее число потомков достаточно велико: $4 < \bar{k} < 10$, а $V_k > \bar{k}$. Индекс тотального отбора (I_{tot}) отражает совокупное влияние двух факторов – дифференциальной смертности и дифференциальной плодовитости:

$$I_{tot} = I_m + (1/p_s) I_f.$$

Для расчета компоненты I_m нами использованы «таблицы смертности и ожидаемой продолжительности жизни населения», а для расчета компоненты I_f – материалы переписей, в которых имеются данные о плодовитости возрастных когорт женщин с завершённым репродуктивным периодом. Для оценки уровня пространственной и временной изменчивости параметров отбора в мировом масштабе проанализированы данные публикаций.

Существенно новым подходом, примененным в нашей работе, является раздельное рассмотрение двух принципиально различающихся типов отбора: **внутригруппового**, основанного на межиндивидуальных различиях в приспособленности (дифференциальное размножение генотипов); и **межгруппового**, основанного на различиях в средней приспособленности популяций (дифференциальный прирост отдельных групп) (Курбатова, Победоносцева, Привалова, 2007; Курбатова, Победоносцева, 2009; Курбатова и др., 2012).

Интенсивность межгруппового отбора рассчитана по формуле

$$I'_f = V_{\bar{k}} / \bar{k}^2,$$

где \bar{k} – среднее число потомков по всем этническим группам, $V_{\bar{k}}$ – межгрупповая дисперсия плодовитости.

5.2. Изменчивость параметров отбора в мировом масштабе

За полвека, прошедшие с момента опубликования работы Кроу, были опубликованы десятки работ, содержащих данные об индексах Кроу во многих популяциях Земного шара. Обобщение этих данных представлено в нескольких сводках (Spuhler, 1962, 1963, 1973, 1976; Спицына, 1993, 2006; Спицын и др., 1994; Пузырев и др. 1999).

В работе Дж. Спулера (Spuhler, 1976) представлены данные о параметрах отбора в 57 популяциях коренного населения Америки, Африки, Южной Азии Австралии и Океании. Не представлено ни одной популяции из Северной Евразии, включая бывший СССР. Этот пробел восполнен в работах отечественных ученых. В книге Н.Х. Спицыной (1993) представлены данные о 40 популяциях Северной Евразии, в работе В.А.Спицына с соавторами (1994) – о 64 популяциях, в книге В.П. Пузырева с соавторами (1999) – о 49 популяциях. Число опубликованных работ, содержащих данные об индексах Кроу, быстро растет.

На основе этих работ нами была создана база данных «Отбор» (Курбатова и др., 2007; Kurbatova et al., 2005), включающая шесть параметров отбора в 278 популяциях различного иерархического уровня (от элементарных, до национальных сообществ), проживающих на всех континентах Земного шара, за исключением Антарктиды. Некоторые популяции представлены несколькими временными срезами. Изученное население представлено тремя большими расами (азиатско-американской, экваториальной и евразийской), а также контактными расами и метисными группами. Представлены практически все лингвистические семьи, религиозные конфессии и хозяйственно-культурные уклады – от охотников и собирателей до жителей современных мегаполисов. Характеристики естественного отбора включают следующие параметры: доля умерших до наступления репродуктивного возраста (P_d), компонента отбора, связанная с дифференциальной смертностью (I_m), среднее число потомков (\bar{k}) и его дисперсия (V_k), компонента отбора, связанная с дифференциальной плодовитостью (I_f), тотальный индекс отбора (I_{tot}).

Результаты статистического анализа изменчивости 6 параметров отбора по всей базе данных представлены в табл. 5.1.

Дорепродуктивная смертность в среднем составляет 23%, варьируя практически от нуля до 75%, причем оба крайних значения наблюдаются в городских популяциях, разделенных временным интервалом в 100 лет. Минимальные значения параметра P_d наблюдаются в современных городских популяциях; максимальное значение (0,749) – отмечено в городской общине поляков (Полиш Хилл) в г. Питтсбург, США в конце XIX –

начале XX вв. (Crawford, Goldstein, 1975). Примерно такие же высокие показатели отмечались в XIX в. и в Москве (Курбатова, Победоносцева, 2004). Соответственно, компонента отбора, связанная с дорепродуктивной смертностью, варьирует в пределах от 0,003 до 2,980 (при среднем значении $I_m = 0,363 \pm 0,022$), имея минимальные и максимальные значения в тех же самых популяциях, что и P_d .

Таблица 5.1. Параметры отбора в популяциях Земного шара

Параметры	Мин.	Популяция	Макс.	Популяция	Среднее с ошибкой
P_d	0,003	Русские, Рост. обл., г. Миллерово, 2003 ¹	0,749	Поляки, США, Полиш Хилл, 1905 ⁴	0,230±0,009
I_m	0,003	Русские, Рост. обл., г. Миллерово, 2003 ¹	2,980	Поляки, США, Полиш Хилл, 1905 ⁴	0,363±0,022
\bar{k}	1,03	Русские, г. Москва, 1975 ²	10,40	Канадцы, Квебек, 1930 ⁵	4,948±0,121
V_k	0,390	Русские, г. Москва, 1975 ²	23,52	Эскимосы, Аляска, 1962 ⁶	7,319±0,258
I_f	0,049	Японцы, о. Хирадо, 1920-1929 ³	1,675	Индейцы Каинганг, Бразилия, 1958 ⁶	0,342±0,014
I_{tot}	0,164	Русские, Рост. обл., г. Волгодонск, 2003 ¹	6,920	Поляки, США, Полиш Хилл, 1905 ⁴	0,841±0,042

Примечание: ¹ – Кривенцова и др., 2003; ² – Курбатова, Победоносцева, 2004; ³ – Schull et al., 1968; ⁴ – Crawford, Goldstein, 1975; ⁵ – Gomila, 1975; ⁶ – Spuhler, 1976.

Межгрупповое среднее число потомков для всех изученных популяций равно примерно 5. Средняя плодовитость и ее дисперсия минимальны в современных городских популяциях, практикующих меры ограничения рождаемости и ориентированных на однодетную семью. Максимальной плодовитостью (10,4 потомков в среднем на брак, заключенный в 1930-е годы), характеризуются франкоязычные канадцы католического вероисповедания, проживающие в провинции Квебек (Gomila, 1975). Минимальное значение компоненты I_f наблюдается в сельской популяции японцев, проживающих на о. Хирадо, для

браков, заключенных в 1920-е годы (Schull et al., 1968); максимальное – у индейцев Каинганг, проживающих в Бразилии и исследованных в 1958 г. (Spuhler, 1976).

В мировом масштабе среднее значение компоненты I_f практически равно среднему значению компоненты I_m .

Индекс тотального отбора варьирует в очень широких пределах – от 0,164 до 6,920 (при среднем значении $0,841 \pm 0,042$), причем оба крайних значения наблюдаются в городских популяциях.

Влияние социо-культурных факторов.

Для раскрытия роли цивилизационных факторов было проведено сравнение параметров отбора в группах популяций различных демографических и социально-культурных типов.

Популяции с традиционным хозяйственно-культурным укладом (охотники, собиратели, рыболовы, примитивные земледельцы) в среднем характеризуются наибольшим уровнем дорепродуктивной смертности ($P_d = 33\%$) и, соответственно, наиболее высоким индексом I_m (0,575). Среди популяций данного типа минимальные значения этих показателей отмечены у оседлых саамов Швеции (Ваггаи, Фгассаго, 1964), максимальные – у меланезийцев Пери (Spuhler, 1976), рыболовов, проживающих на о. Адмиралтейства в арх. Бисмарка (Папуа - Новая Гвинея) и изученных в 1928 г. Среднее число потомков в популяциях с традиционным укладом составляет 5,6, варьируя в широких пределах: от 1,32 у австралийских аборигенов до 8,75 у эскимосов Аляски (о. Кадьяк), характеризующихся и наибольшей внутригрупповой дисперсией плодовитости (Spuhler, 1976). Средняя внутригрупповая дисперсия плодовитости максимальна среди популяций всех типов. Компонента I_f имеет значение близкое к среднему для всех популяций. Оба типа отбора примерно равнозначны – компонента I_m составляет 52% от I_f . В популяциях с традиционным хозяйственно-культурным укладом изменчивость параметров отбора зависит в основном от экологических условий: статистический анализ выявил значимое влияние двух факторов: высоты над уровнем моря и широты местности (для Северного полушария) (Kurbatova et al., 2005; Курбатова и др., 2007).

Городские популяции в среднем характеризуются низким уровнем дорепродуктивной смертности, минимальными величинами плодовитости и ее дисперсии, но более высоким значением компоненты I_f . Вклад компоненты I_m составляет лишь 1/3. Однако, учитывая выраженную поляризацию значений параметров отбора по оси времени, здесь следует отдельно рассмотреть разные этапы урбанизации. Городские популяции, находившиеся на

ранних стадиях индустриализации (Москва XIX века, польская община Полиш Хилл города Питтсбурга в США на рубеже XIX и XX вв.), характеризовались достаточно высокой плодовитостью (в среднем 4-5 потомков) и высокой дорепродуктивной смертностью (более 50%), по структуре отбора практически не отличались от популяций традиционного типа (равный вклад обеих компонент), а по его интенсивности иногда даже превосходили их. Высокая смертность в основном была вызвана инфекционными заболеваниями, чему способствовали высокая плотность населения, плохие жилищные и санитарно-гигиенические условия, отсутствие квалифицированной медицинской помощи. В популяции Полиш Хилл ситуация усугублялась вредными условиями труда в сталелитейной промышленности и на железной дороге, высоким загрязнением окружающей среды и тем обстоятельством, что городские жители были недавними мигрантами из земледельческих районов Польши, плохо адаптированными к новым условиям (Crawford, Goldstein, 1975). Весьма возможно, что в средневековых городах, страдавших от опустошительных эпидемий чумы и холеры, интенсивность отбора была еще более значительной, но отсутствие соответствующей статистики не позволяет сделать сопоставимые оценки. Недаром город ассоциировался с Молохом – языческим божеством, требующим человеческих жертв, особенно детей. Эту метафору приводит в своем труде, посвященном экологии человека, В.П. Алексеев: *«Город-Молох» стал постоянным образом европейской литературы, начиная с творчества замечательного поэта Эмиля Верхарна. Даже на Востоке, где городская жизнь и сейчас занимает меньшее место, чем в Европе, он заклеен в картинах Д. Тагора»* (Алексеев, 1993). Контрастная адаптивная стратегия характерна для современных городских популяций развитых стран. Благодаря социальному прогрессу и успехам медицины, отбор через дорепродуктивную смертность почти полностью устранен. Второй тип отбора – через дифференциальную плодовитость – также существенно видоизменен в результате распространения практики планирования семьи. Ориентация большинства городских жителей на однодетную семью и большая доля бездетных (в некоторых популяциях до 20%) приводит к тому, что среднее число потомков часто не обеспечивает даже простого воспроизводства населения. Несмотря на заметное нивелирование межсемейных различий в плодовитости, компонента I_f остается достаточно значительной, поскольку в знаменателе формулы этого индекса помещаются крайне низкие значения средней плодовитости. В итоге компонента I_m составляет менее 10% от величины I_{tot} . Таким образом, в современных городских популяциях отбор реализуется в основном через дифференциальную плодовитость.

Сельские популяции в среднем характеризуются более низкими значениями индексов Кроу, по сравнению с традиционными и городскими, а по показателям плодовитости и ее

дисперсии занимают промежуточное положение между ними. В то же время к этой категории относятся две популяции с максимальной плодовитостью – индейцев Пуэбло в шт. Нью-Мексико, США ($\bar{k} = 9,92$) и франкоязычных канадцев провинции Квебек ($\bar{k} = 10,40$). На последнем примере стоит остановиться подробнее, так как он демонстрирует возможности демографической политики государства по увеличению рождаемости. Французская метрополия всячески поощряла интенсивное деторождение в своей канадской колонии с самого ее основания (начало XVII в.), в особенности после начала форсированной колонизации восточного побережья Северной Америки англоязычными протестантами, основавшими Новую Англию. При этом ведущую роль играло католическое духовенство, осуждая женщин, которые в течение длительного времени не имели рождений, и даже отказывая им в отпущении грехов. Такая политика привела к рекордным результатам – женщины, вступившие в брак в возрасте 15 лет и дожившие до конца репродуктивного периода, имели в среднем по 12-13 детей. Определенную роль сыграл и так называемый «эффект колонизации» – всплеск рождаемости, часто отмечаемый у мигрантов, осваивающих новые территории.

Интересным типом популяций являются *религиозные изоляты* (секты) Северной Америки – мормоны (Jorde, Durbize, 1986) и гуттериты (Spuhler, 1976), которые в среднем характеризуются наивысшей плодовитостью (5,85), приближающейся в некоторых брачных когортах к рекордному значению у франкоязычных канадцев. Так, в секте гуттеритов в 1950 г. среднее число потомков составляло 8,97. Эта община является не только излюбленной моделью демографов, но и хорошей иллюстрацией многих популяционно-генетических эффектов, в частности эффектов основателя и "бутылочного горлышка". Анабаптистская секта гуттеритов была основана в западной Европе в 1528 г. и к концу XVI века число ее последователей составляло 12-15 тыс. чел. В результате преследований, как со стороны Католической Церкви, так и со стороны протестантов, секта была фактически искоренена к 1762 г. Приблизительно 60 уцелевших сектантов нашли убежище в России под покровительством Екатерины II. В 1870-е годы 800 гуттеритов, напуганных новыми преследованиями, покинули Россию, где к тому времени было уже 80 колоний, насчитывающих 15 тыс. чел. 443 последователя этой секты основали 3 колонии в США, шт. Южная Дакота. В 1950 г. в США и Канаде было уже 186 колоний гуттеритов, насчитывающих 8542 чел. А десять лет спустя их было уже более 10 тыс. чел. Такой взрывной рост популяции был обеспечен чрезвычайно высокой плодовитостью в сочетании с низкой дорепродуктивной смертностью – в среднем 10,42 выживших потомка на женщину, достигшую 40 лет (Gomila, 1975). Такие демографические показатели сохраняются в течение многих поколений, что дает последователям этой секты возможность выжить и сохранить

свою культуру и образ жизни в американском "плавильном котле". В то же время в условиях репродуктивной изоляции ярко проявились эффекты генного дрейфа, которые обусловили своеобразие генетической и антропологической структуры этой популяции, в частности, широкое распространение некоторых морфофизиологических вариантов, редких для соседних популяций. Религиозные изоляты, по сравнению с популяциями других типов, характеризуются наименьшими значениями обеих компонент отбора и тотального индекса, при этом вклад компоненты I_m составляет, как и в городских популяциях, примерно 1/3.

Популяции, рассмотренные на уровне целых стран и регионов, в среднем характеризуются наибольшей интенсивностью отбора, по сравнению с популяциями других типов. На этом уровне наиболее эффективен отбор, связанный с дифференциальной плодовитостью, что, очевидно, объясняется тем, что на межсемейные различия в плодовитости накладываются и межрегиональные. Максимальная величина компоненты I_f была характерна для "небелого" населения США по данным переписи 1964 г. (Spuhler, 1976), а минимальная – для русского городского населения России и коренного населения республик Прибалтики по данным переписей 1979, 1989 и 2002 гг., где также отмечена наименьшая плодовитость и ее дисперсия (Тимаков, Курбатова, 1991; Курбатова, Победоносцева, 2004, 2009). Максимальной плодовитостью (более 6 потомков) и наибольшей ее дисперсией отличались белые переселенцы в Австралии, исследованные в начале XX в. (Spuhler, 1976). Здесь, как и у франкоканадцев, высокая рождаемость могла быть обусловлена эффектом колонизации. Минимальная компонента I_m характерна для белого населения США. Максимальное значение тотального индекса отбора, обусловленное в основном высокой дорепродуктивной смертностью, отмечено в Италии для когорт, родившихся ранее 1871 г. (Terrenato et al., 1979). В среднем по всем популяциям этого типа вклад компоненты I_m в тотальный индекс I_t минимален – всего лишь одна четверть.

Из этих данных следуют два важных вывода: 1) в мировом масштабе интенсивность двух типов отбора – дифференциальной смертности и дифференциальной плодовитости – примерно одинакова: вклад компоненты I_m в индекс тотального отбора в среднем по всем изученным популяциям составляет 43%; 2) максимальные из всех известных значения интенсивности отбора отмечены в городских популяциях, находившихся на ранних этапах индустриализации. Эти выводы важны, поскольку они идут вразрез с представлениями, высказанными ранее (Neel, Chagnon, 1968). Согласно этим авторам, на первой стадии демографического развития находятся популяции с традиционным укладом (охотники, собиратели), которые характеризуются умеренными уровнями плодовитости и дорепродуктивной смертности. С возникновением земледелия и религий, поощряющих

плодовитость, наступила вторая демографическая стадия, для которой характерна высокая рождаемость, сопровождающаяся увеличением дорепродуктивной смертности. На третьей стадии, начавшейся в эпоху урбанизации и индустриализации, происходит **резкое уменьшение ранней смертности** в сочетании с падением рождаемости. По нашим данным, такой процесс начался только в XX в.

5.3. Релаксация и изменение характера отбора

Релаксация отбора.

Представленная в базе данных «Отбор» информация охватывает широкий интервал времени – от начала XVII в. до наших дней. Анализ зависимости параметров отбора от времени в популяциях разных типов показал, что большинство статистически значимых корреляций имеют отрицательный знак: со временем уменьшаются значения P_d , I_m , \bar{K} , V_k (табл. 5.2). Компонента I_f достоверно снижается лишь в городских популяциях и, неожиданно, увеличивается в религиозных изолятах. Интенсивность тотального отбора (I_{tot}) заметно снижается в городском населении и в популяциях, рассмотренных на уровне целых стран, а также проявляет слабую тенденцию к снижению при рассмотрении всей совокупности популяций. В популяциях с традиционным укладом со временем достоверно снижается лишь параметр V_k , а тотальный индекс отбора и обе его компоненты значимо не меняются, более того дорепродуктивная смертность (P_d) не только не уменьшается, но даже увеличивается. Единственный параметр отбора, который уменьшается в популяциях всех типов, – это внутригрупповая дисперсия плодовитости (V_k).

Анализ временной динамики параметров отбора показал, что процесс релаксации отбора, обычно принимаемый как общая мировая тенденция, имеет свою специфику в популяциях разных типов и на разных ступнях общественного развития. Популяции с традиционным укладом не демонстрируют процесса релаксации отбора, более того дорепродуктивная смертность в них даже возрастает. В городах еще недавно интенсивность отбора была выше, чем в сельской местности и в популяциях с традиционным укладом. И лишь в XX в. в городских популяциях развитых стран отбор резко ослаб. Это произошло в основном за счет многократного уменьшения дорепродуктивной смертности, благодаря социальному прогрессу и успехам здравоохранения. Общемировой тенденцией является нивелирование межсемейных различий по числу потомков, чему способствует широкое распространение практики планирования семьи и успехи репродуктивной медицины по

Таблица 5.2. Зависимость параметров отбора от времени

Тип популяции		Pd	Im	\bar{k}	Vk	If	Itot
Все N = 278	R	-0.177*	-0.134*	-0.311*	-0.446*	-0.098	-0.159*
	P	0.003	0.026	0.000	0.000	0.104	0.008
Племена N = 62	R	0.271*	0.124	-0.006	-0.407*	-0.164	-0.001
	P	0.033	0.339	0.966	0.001	0.203	0.992
Село N = 130	R	-0.234*	-0.175*	-0.519*	-0.289*	0.057	-0.072
	P	0,007	0,046	0,000	0,001	0,521	0,416
Город N = 20	R	-0,712*	-0,626*	-0,410	-0,665*	-0,696*	-0,626*
	P	0,000	0,003	0,073	0,002	0,001	0,004
Страна N = 19	R	-0,770*	-0,952*	-0,766*	-0,817*	-0,100	-0,842*
	P	0.000	0.000	0.000	0.000	0.685	0.000
Секта N = 31	R	-0.842*	-0.830*	-0.629*	-0.688*	0.414*	-0.353
	P	0.000	0.000	0.000	0.000	0.020	0.052

Примечание: звездочкой выделены достоверные значения коэффициентов корреляции R.

преодолению бесплодия. Одновременно, в большинстве популяций снижалась и рождаемость. При этом компонента отбора, связанная с дифференциальной плодовитостью, значительно уменьшилась лишь в городских популяциях. Таким образом, города представляют единственный тип популяций, где обе компоненты отбора проявляют одинаковую тенденцию к ослаблению. Можно сказать, что последние 3-4 поколения городских жителей существуют в условиях резкой релаксации отбора.

Для России, как и для всего человечества на протяжении большей части истории, была характерна высокая детская смертность и, соответственно, высокие значения I_m . Еще в XIX в. более половины детей не доживало до возраста репродукции ($P_d > P_s$; $I_m > 1$). В масштабах СССР компонента отбора, связанная с дорепродуктивной смертностью, постоянно снижалась на протяжении всего XX в. (табл. 5.3) и уменьшилась до $I_m = 0,04$; причем значения I_m для всех временных интервалов в городском населении были меньше чем в сельском (кроме 30-х годов), а для женщин меньше чем для мужчин (Тимаков, Курбатова, 1991). В Москве по сравнению с XIX в. дорепродуктивная смертность уменьшилась в 20 раз, величина I_m – в 50 раз (табл. 5.4). Еще более яркий пример – уже

упомянутая городская популяция Полиш Хилл (Пенсильвания, США), где за интервал времени жизни трех поколений (с конца 1890-х по 1970-е годы) компонента I_m уменьшилась более чем в 300 (!) раз – от 4,862 до 0,016 (Crawford, Goldstein, 1975). В настоящее время в популяциях с низкой дорепродуктивной смертностью почти половина ее приходится на перинатальную смертность, в основном обусловленную генетическими причинами.

Таблица 5.3 Оценки компоненты I_m для населения СССР за период 1926-1987 гг.

Годы	Все население			Городское население			Сельское население		
	$I_{m\sigma}$	$I_{m\varphi}$	I_m	$I_{m\sigma}$	$I_{m\varphi}$	I_m	$I_{m\sigma}$	$I_{m\varphi}$	I_m
1926-1927	0,538	0,464	0,502	0,455	0,389	0,422	0,553	0,477	0,515
1938-1939	0,485	0,427	0,458	0,527	0,453	0,490	0,466	0,414	0,441
1958-1959	0,085	0,068	0,076	0,078	0,060	0,070	0,088	0,074	0,081
1969-1970	0,054	0,040	0,047	0,048	0,033	0,041	0,060	0,046	0,054
1978-1979	0,060	0,044	0,052	0,048	0,033	0,041	0,076	0,058	0,068
1986-1987	0,053	0,038	0,045	0,042	0,028	0,035	0,068	0,054	0,062

Примечание: $I_{m\sigma}$, $I_{m\varphi}$, I_m - компоненты дифференциальной смертности соответственно для мужского, женского и обоих полов.

Таблица 5.4. Динамика индексов потенциального отбора Кроу в московской популяции

Параметр	XIX в. ¹⁾	1950 ¹⁾	1975 ¹⁾	1984 ¹⁾	1994 ²⁾	2002 ³⁾
Дорепродуктивная смертность (P_d)	0.60	0.10	0.05	0.03	0.03	0.03
Дифференциальная смертность (I_m)	1.50	0.11	0.05	0.03	0.03	0.03
\bar{k}	4.75	1.98	1.03	1.12	1.32	1.48
V_k	15.01	2.85	0.39	0.60	0.65	0.73
Дифференциальная плодовитость (I_f)	0.66	0.72	0.37	0.48	0.37	0.34
I_f/P_s	1.65	0.80	0.39	0.49	0.38	0.35
I_{tot}	3.15	0.91	0.44	0.52	0.42	0.38
$\frac{I_f/P_s}{I_{tot}}$	0.52	0.88	0.89	0.94	0.92	0.92

Примечание: ¹ Кучер. Курбатова.1986; ² рассчитано на основании данных микропереписи населения Москвы 1994 г. и соответствующих таблиц смертности; ³ рассчитано на основе данных переписи 2002 г.

P_d - доля умерших до наступления репродуктивного возраста;

P_s - доля доживших до наступления репродуктивного возраста;

I_m - индекс отбора, связанного с дифференциальной дорепродуктивной смертностью;

\bar{k} - среднее число детей, рожденных женщинами, дожившими до конца репродуктивного периода; V_k - дисперсия этого параметра;

I_f - индекс отбора, связанного с дифференциальной плодовитостью;

I_{tot} - индекс тотального отбора.

На примере Москвы видно, как резко изменилось репродуктивное поведение. В XIX в. москвички в среднем рожали по 4-5 детей, межсемейные различия в плодовитости были весьма значительны, создавая широкое поле для отбора ($V_k = 15$; $I_f = 0,66$). У поколения, закончившего репродукцию к концу XX в. (женщины 1950-54 гг. рождения) среднее число детей уменьшилось более чем в 3 раза, дисперсия плодовитости – в 23 раз, компонента отбора по плодовитости – почти в 2 раза ($\bar{k} = 1,32$; $V_k = 0,65$; $I_f = 0,37$); к началу XXI в. среднее число потомков и его дисперсия несколько возросли, а компонента I_f еще немного уменьшилась ($\bar{k} = 1,48$; $V_k = 0,73$; $I_f = 0,34$) (табл. 5.4). Все же компонента I_f в настоящее время вносит основной вклад в индекс тотального отбора, а доля компоненты I_m составляет менее 10%, тогда как в XIX в. вклад обеих составляющих был примерно одинаков. Для сравнения приведем городскую популяцию, находящуюся в другом полушарии: $I_m = 0,03$; $\bar{k} = 1,89$; $V_k = 1,30$; $I_f = 0,36$ (Гавана, Куба) (Vazquez et al., 2011).

Динамика параметров плодовитости москвичек хорошо прослеживается по данным Микрорепериси 1994 г. о возрастных когортах женщин, завершивших репродукцию (табл. 5.5). Эти данные демонстрируют неуклонное снижение компоненты I_f от старших когорт к младшим; минимальная плодовитость при минимальной ее дисперсии была характерна для когорт 1930-40-х годов рождения. Большинство москвичек ограничились рождением 1-2 детей, а примерно 1/6 часть женщин их вообще не имела, и только 3-4% родили трех и более. Лишь в самой старшей когорте (рождения 1910-20-х годов) доля многодетных матерей составляла 10%, однако и доля бездетных была намного выше – более 20%. В последнем случае причина очевидна – огромные потери мужского населения во время Второй Мировой Войны. Аналогичные данные получены Атраментовой и др. (1993) для Харькова: в старшей возрастной когорте было в среднем 1,35 детей, при этом не имели рождений 18% женщин, а в младшей – средняя плодовитость составила 1,47, а 11% женщин были бездетны. В Евпатории ситуация была более благополучной (Атраментова и др., 2013).

Из этих данных следует еще один немаловажный вывод – в современном городском населении от 10 до 20% женщин, доживших до конца репродуктивного периода, не вносят вклад в генофонд следующего поколения. Это означает, что инфертильность (отсутствие рождений) на сегодняшний день является важнейшей составляющей дифференциальной плодовитости. В популяциях с традиционным укладом отсутствие рождений у женщины, дожившей до конца репродуктивного периода, является исключением (Курбатова и др., 2007; Курбатова и др., 2012). В связи с этим встает вопрос о природе факторов, приводящих к исключению столь большой доли индивидуумов из процесса воспроизводства. Среди них

есть факторы как социальные (безбрачие¹, нежелание иметь детей по экономическим или иным соображениям), так и биологические (бесплодие, невынашивание беременности, сознательный отказ от деторождения в связи с болезнью жены или мужа и риском наследственной патологии у ребенка). Во второй категории факторов присутствие генетической компоненты очевидно, однако и первая категория причин может иметь генетическую подоплеку (невозможность найти партнера и нежелание иметь детей может быть связано с особенностями психики или фенотипа). Несмотря на широкое распространение методов контрацепции, не имели беременностей лишь 7,4% москвичек с завершенным репродуктивным периодом, а среднее число беременностей было достаточно велико (4-5), чтобы обеспечить даже расширенное воспроизводство (Кучер, Курбатова, 1986). Однако 2/3 беременностей прерываются медицинскими абортами – это свидетельствует о том, что потенциальный биологический резерв плодовитости намного больше реализованного и искусственно ограничивается социальными факторами.

По данным исследования, проведенного в московской популяции (Кучер, Курбатова, 1986), возможное поле для отбора можно представить следующим образом: из 100 зарегистрированных беременностей лишь 28 заканчиваются родами, 6 – 7 прерываются спонтанно (эта цифра явно занижена вследствие недоучета репродуктивных потерь в проанализированной медицинской документации), остальные – искусственно (доля генетической компоненты очень мала); с учетом смертности в интервале от рождения до наступления репродуктивного возраста (3-4%) и отсутствия беременностей у 7% женщин, мы получим, что в московской популяции лишь 25% первичной популяции зигот участвует в формировании следующего поколения (этот расчет сделан без учета ранней гибели зигот). Аналогичные данные получены для городской популяции Гаваны (Vazquez et al., 2011) – из 100 зарегистрированных беременностей 8 прерываются спонтанно, 41 – медицинским абортom, 1 заканчивается мертворождением и лишь 49 завершаются живорождением. Рассчитанный кубинскими авторами для городского населения Гаваны индекс отбора на пренатальных стадиях онтогенеза ($I_{me} = 0,20$; без учета медицинских абортom) в 7 раз превышает индекс отбора на постнатальных стадиях ($I_m = 0,03$) (Vazquez et al., 2011).

¹ В последние годы безбрачие уже не является непреодолимым препятствием для рождения детей: в начале XXI в. в Москве четверть детей рождалась вне зарегистрированного брака

Таблица 5.5. Дифференциальная плодовитость русских женщин в Москве по данным микропереписи 1994 г.

Возрастная когорта, лет (годы рождения)	Всего женщин	Из них с числом рожденных детей k , в %				$\bar{k} \pm s.e.$	$V_k(CV)$	I_f
		0	1	2	3 и >			
35-39* (1955-1959)	17804	15,68	44,05	35,94	4,33	1,299±0,006	0,654 (62,3)	0,388
40-44 (1950-1954)	17021	14,21	45,22	36,03	4,54	1,320±0,006	0,648 (61,0)	0,372
45-49 (1945-1949)	14974	14,80	49,38	32,27	3,55	1,253±0,006	0,588 (61,2)	0,375
50-54 (1940-1944)	11976	17,33	50,48	29,18	3,01	1,186±0,007	0,592 (64,9)	0,421
55-59 (1935-1939)	14823	17,85	51,64	28,00	2,52	1,157±0,006	0,568 (65,1)	0,424
60-64 (1930-1934)	12974	17,90	48,76	30,08	3,26	1,194±0,007	0,611 (65,5)	0,429
65 и > (<1929)	38405	21,51	42,19	26,02	10,29	1,303±0,005	1,102 (80,6)	0,649

Примечания: * Плодовитость этой когорты женщин формально нельзя считать исчерпанной, однако, судя по данным о возрастной плодовитости, к данному возрасту женщины рождается более 90% детей; остальное см. примечания к табл. 5.4

Таким образом, на протяжении истекшего столетия произошло резкое снижение интенсивности естественного отбора на постнатальных стадиях онтогенеза: компонента отбора, связанная с дифференциальной смертностью, уменьшилась в десятки раз. Компонента, связанная с дифференциальной плодовитостью, снизилась менее значительно. В итоге в урбанизированных популяциях дифференциальная плодовитость вносит гораздо больший вклад в тотальную величину отбора, чем дорепродуктивная смертность. Сохраняет свое значение отбор на пренатальных стадиях онтогенеза, что проявляется в относительно высокой частоте спонтанных аборт и ранних эмбриональных потерь (Кучер, Курбатова, 1986; Дурнев и др., 2013; Vazquez et al., 2011).

Основным предсказуемым последствием снижения интенсивности отбора является рост генетического груза популяции. В современных руководствах по популяционной генетике человека можно найти ряд примеров, подтверждающих эти ожидания. (Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971; Bodmer, Cavalli-Sforza, 1976; Фогель, Мотульский, 1990). Так, в популяциях охотников и собирателей доля индивидуумов с аномалиями зрительного и слухового анализаторов чрезвычайно мала, поскольку в примитивных сообществах эти жизненно-важные функции строго контролируются отбором. В масштабах прежнего СССР частота гена цветовой слепоты в популяциях коренных народов Сибири и Дальнего Востока была в 8,5 раз ниже, чем в населении Белоруссии – 0,017 и 0,146, соответственно (Евсюков, 2014). В городском населении развитых стран доля мужчин с аномалиями цветового зрения превышает 10%, значительно повышена доля слабослышащих, близоруких и дальнозорких. Релаксация стабилизирующего отбора по антропометрическим признакам при рождении увеличивает выживаемость новорожденных с высокими и, особенно, низкими значениями весо-ростовых признаков, что приведет к увеличению генетической компоненты их дисперсии (Курбатова и др., 1991). В настоящее время известны случаи успешного выхаживания недоношенных детей с весом при рождении 600 г.

Современная медицина позволяет создать адаптивную среду для многих патологических генотипов, которые в более жестких условиях были бы элиминированы естественным отбором. В связи с этим прогнозируют увеличение доли лиц с генетически обусловленными дефектами иммунитета вследствие широкого распространения вакцинации детей и подростков и применения антибиотиков. Применение инсулина привело к существенному увеличению продолжительности жизни больных диабетом, число которых в России по некоторым оценкам достигло 10 млн.; благодаря соответствующему лечению, тысячи женщин-диабетиков получили возможность иметь детей. Своевременная диагностика и применение специальных диет позволяют снизить проявление даже таких, прежде фатальных наследственных заболеваний обмена веществ, как фенилкетонурия. Введение

специальных препаратов, повышающих свертываемость крови, способствует продлению жизни людей, страдающих гемофилией. Развитие черепно-лицевой хирургии дало возможность устранять такие наследственные дефекты как "заячья губа" и "волчья пасть" (расщелины губы и/или неба) (Курбатова и др., 2011; Удина и др., 2011), успехи сердечно-сосудистой хирургии новорожденных увеличивают выживаемость лиц с врожденными пороками сердца. При этом важно подчеркнуть, что эти гуманные мероприятия корректируют лишь фенотип (устраняют внешнее проявление патологических признаков), но не затрагивают генотип, способствуя тем самым передаче генов наследственных заболеваний в следующие поколения. В связи с прогнозируемыми последствиями такой феномен получил название "*дисгенный эффект медицины*" (Bodmer, Cavalli-Sforza, 1976). Теоретический прогноз роста наследственных патологий в результате релаксации отбора показывает, что эффект будет наиболее выражен для заболеваний с аутосомно-доминантным типом наследования (рис. 5.1). В качестве реального примера можно привести увеличение частоты пилоростеноза (врожденный стеноз привратника желудка), наблюдаемое в Великобритании за последние 100 лет. Этот наследственный дефект, ранее бывший летальным, в настоящее время легко устраняется путем несложной операции, оставляющей лишь рубец на брюшной стенке (Бочков, 1997). Фогель и Мотульский (1990) полагают, что на генетическую структуру будущих поколений в значительной степени повлияет ослабление отбора против наследственных дефектов мультифакториальной природы, нарушающих функции иммунной системы, зрительного и слухового анализаторов.

Важно отметить, что накопление генетического груза в результате релаксации естественного отбора требует от общества больших материальных затрат для коррекции генетических дефектов и создания адаптивной среды для лиц, страдающих наследственными заболеваниями. Поэтому трактовка генетических последствий этого процесса кардинальным образом зависит от возможностей государства и общества обеспечить «плату» за генетический груз, а также непрерывность социального прогресса и улучшения здравоохранения.

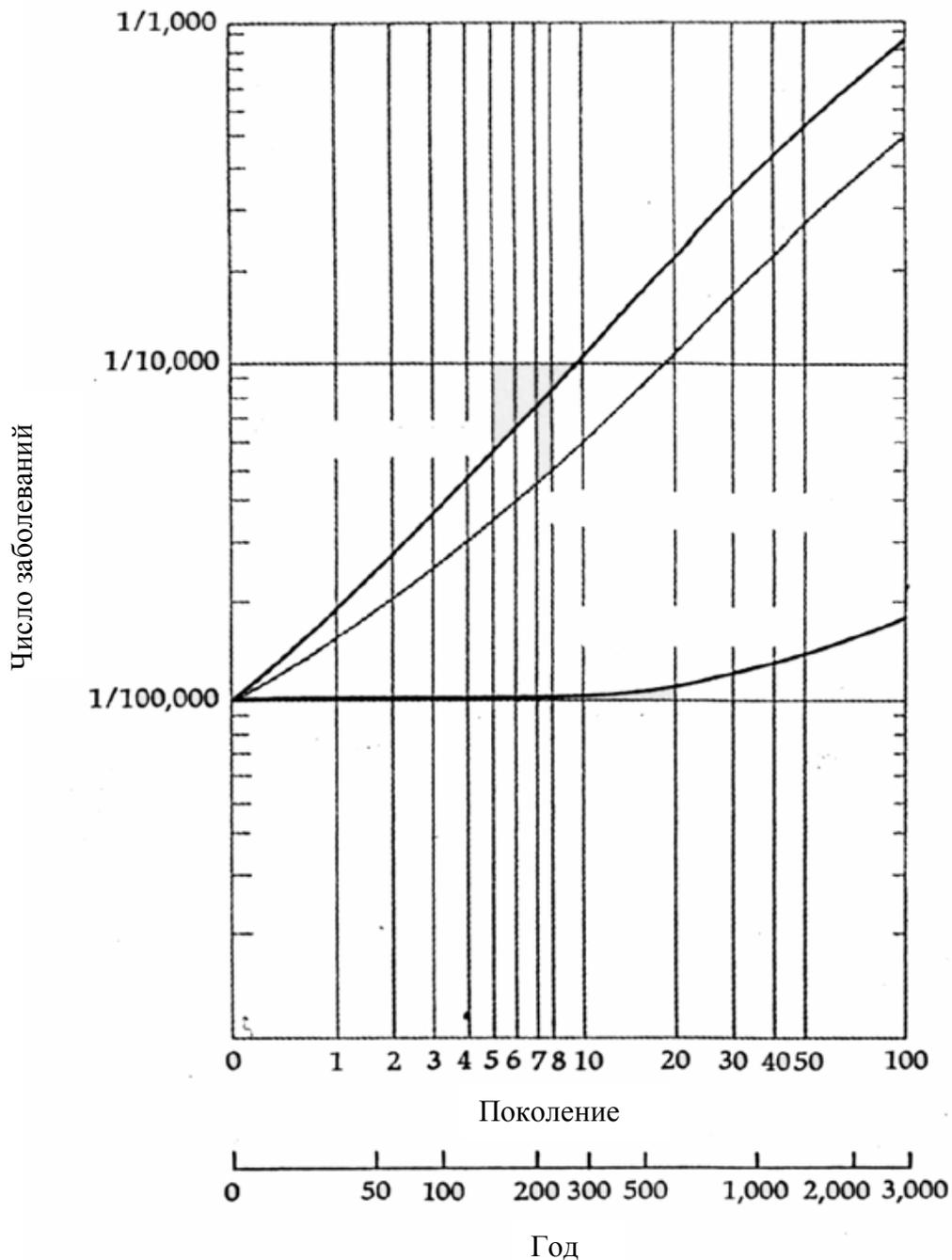


Рис. 5.1. Динамика частоты наследственных заболеваний в поколениях в случае полного устранения отбора (Bodmer, Cavalli-Sforza, 1976)

Несоблюдение этих условий приводит к существенному снижению приспособленности популяции, поскольку груз, накопленный в более «мягкой» среде, резко проявится при ее «ужесточении». Именно этим может быть частично объяснен значительный рост смертности в России в конце XX в. — лица, страдающие хроническими заболеваниями, оказались наиболее уязвимыми в условиях кризиса здравоохранения, недоступности жизненно-важных лекарств и стрессов, вызванных резкими изменениями в социально-экономической сфере.

В условиях релаксации естественного отбора особенно актуальным становится развитие методов медико-генетического консультирования, в частности, пренатальной (дородовой) диагностики наследственных дефектов, позволяющих предотвратить рождение больного ребенка и тем самым снизить частоту аномальных генов в популяции.

Изменение приспособленности за счет социума. Применяемая в классической популяционной генетике оценка приспособленности особи в терминах числа жизнеспособных потомков не учитывает специфики социальной организации человека.

В этой связи использование концепции биологической приспособленности применительно к человеку вызывает ряд трудностей и спорных вопросов. В соответствии с гуманистическими принципами, социальная ценность индивидуума с любым генотипом напрямую не связана с его биологической приспособленностью. Существует ряд примеров значительного позитивного вклада лиц с наследственными дефектами в науку, культуру и политику (Эфроимсон, 1998). В то же время современная цивилизация создает условия для повышения биологической приспособленности маргинальных слоев общества и снижения биологической приспособленности наиболее здоровой его части. Так, алкоголики, наркоманы и лица с психическими отклонениями, не способные контролировать свое репродуктивное поведение, могут иметь более высокую плодовитость, чем социально-адаптированные личности, ответственно относящиеся к деторождению. В ряде исследований обнаружена отрицательная корреляция между числом потомков и уровнем образования и интеллектуального развития (*IQ*) родителей (Фогель, Мотульски, 1990). В нашей стране физически и нравственно крепкие молодые люди имеют больше шансов погибнуть в вооруженных конфликтах и экстремальных ситуациях и, соответственно, меньше шансов оставить потомство, чем их менее здоровые сверстники. Так, призыв в армию наиболее здоровых мужчин повышает биологическую приспособленность (репродуктивный успех) лиц, забракованных по состоянию здоровья (например, дальтоники). Таким образом, естественный характер отбора в ряде случаев сменяется на "противоестественный". Этот термин впервые ввел в употребление и наполнил содержанием выдающийся отечественный ученый Н.К. Кольцов (1924), впоследствии эта проблема широко дискутировалась как в антропогенетических, так и в социобиологических работах.

5.4. Новые эколого-генетические факторы

В условиях большого города человек вынужден приспосабливаться к искусственной среде обитания (техногенной, культурной, социальной), сильно отличающейся от той, природной, в которой прошла его биологическая эволюция. Большую часть своей истории человечество развивалось в малых группах (размер популяции 100-200 чел.), занималось охотой и собирательством, гораздо позже – скотоводством, земледелием, ремеслами, и лишь последние 2-3 века ознаменовались бурным развитием промышленного производства. На этом пути доминировало воздействие таких факторов, как гипердинамика и недоедание, среди причин смертности на первом месте стояли неблагоприятные природные воздействия. В настоящее время такой жизненный уклад сохранился лишь «на краях ойкумены», в популяциях «малых народов». В многомиллионных городах с огромной плотностью населения человек создал для себя совершенно новую среду, которая требует адаптации, в том числе и генетической к новым условиям жизни. Главную роль в этиологии наиболее распространенных заболеваний теперь играют гиподинамия, переедание, информационное изобилие, психоэмоциональный стресс. В окружающую среду введены миллионы новых химических соединений, усиливается воздействие на человека таких физических факторов как шум, вибрация, радиация, электромагнитные поля (Абилев и др., 2012). Необычайно широкому спектру различных неблагоприятных, в том числе и генотоксических, воздействий подвергаются городские жители в условиях современного промышленного производства (Спицын, 1986, 2008; Курбатова, Победоносцева, 2010). Испытываемый горожанами психоэмоциональный стресс повышает чувствительность организма к мутагенам окружающей среды (Ингель, Ревазова, 1999). До 10% новорожденныхотягощены моногенными, хромосомными патологиями и ВПР. Бесспорен рост так называемых «болезней века», прежде всего, сердечно-сосудистых, онкологических, аллергических и психических, большинство которых относится к категории «заболеваний с наследственным предрасположением». С учетом этих мультифакториальных патологий, проявляющихся с возрастом, размер генетического груза в населении развитых стран (со средней продолжительностью жизни более 70 лет) оценивается в 738 тыс. случаев на 1 млн. родившихся (Шевченко, 2001).

К числу наиболее социально-опасных эколого-генетических факторов следует относить также алкоголь и наркотики, которые, хотя и не являются новыми для большинства человеческих сообществ, но по силе разрушительного воздействия на жизненный потенциал населения могут в ряде случаев соперничать с опустошительными войнами XX века. Обнаруженные недавно ДНК-полиморфизмы, обуславливающие дифференциальный риск

формирования алкогольной и наркотической зависимости (Лимборская и др., 2002; Боринская и др., 2011), свидетельствуют о наличии в популяции жесткого отбора по этим признакам.

Урбанизированная среда всегда благоприятствовала широкому распространению инфекционных заболеваний вследствие высокой плотности населения, плохого водоснабжения и канализации, тяжелых условий труда и быта (Прохоров, 2001). В средние века эпидемии чумы, холеры, оспы порой сокращали численность городского населения в несколько раз, позднее ведущим фактором отбора стала смертность от туберкулеза, сыпного и брюшного тифов, других кишечных инфекций. В XX в. на первое место выдвинулись пандемии гриппа, острых респираторных и других заболеваний вирусного происхождения, которые быстро распространяются благодаря интенсивным межличностным контактам и высокой мобильности населения, чему способствует развитие железнодорожного и, особенно, авиационного транспорта. Появляются новые болезни с неясной или не вполне понятной этиологией. К новым эколого-генетическим факторам можно отнести и вирус СПИДа, устойчивость к которому, наряду с другими факторами, связана с делециями в локусе рецептора хемокинов *CCR5*. С этой точки зрения особую опасность представляют возможные генетические трансформации в микромире бактерий и вирусов, выходящие за пределы защитных возможностей иммунной системы человеческого организма.

Заметно изменился в городах и такой важный элемент окружающей среды как пища. Традиции питания, составляющие национальную кухню, складывались веками в процессе адаптации популяции к конкретным климато-географическим условиям и призваны восполнять энергозатраты, соответствующие типу физиологической активности и особенностям обмена веществ жителей (Козлов, 2002). В городах все более распространяется «усредненный» тип питания, основанный на интернациональной пищевой индустрии; увеличилась доля мясной пищи с повышенным содержанием жиров, выросло потребление сахара, а в последние годы распространились «экзотические» продукты питания, не свойственные данной местности. Все эти «новшества», не соответствующие особенностям генофонда населения, чреватые ростом мультифакториальных заболеваний, связанных с расстройством обмена веществ и иммунной системы (ожирение, атеросклероз, гипертония, диабет, аллергии). Современный уровень наших знаний не позволяет также исключить и потенциальную опасность использования продуктов генной инженерии и биотехнологий, в частности, генетически-модифицированных продуктов питания на основе т.н. «трансгенных» растений и животных.

Насыщение окружающей среды новыми эколого-генетическими факторами породило особый класс патологий, обусловленных тем, что в процессе эволюции человека природа не

всегда могла предусмотреть гены, ответственные за метаболизм ксенобиотиков. В последние годы обнаружен широкий полиморфизм этих генов, обуславливающих различную чувствительность индивидуумов к средовым факторам (т.н. гены детоксикации или «гены внешней среды») (Баранов, 1999; 2009; Баранов и др., 2000; Лимборская и др., 2002; Абилов и др., 2012). Поэтому, некоторая часть представителей техногенных цивилизаций страдает генетически обусловленной непереносимостью определенных химических соединений: загрязнителей окружающей среды (тяжелые металлы), лекарственных средств и т.д. Она может варьировать в широких пределах – от развития заболевания (например, эмфиземой легких у лиц с недостаточностью фермента альфа-1-антитрипсина в условиях запыленности или курения) до летальных исходов (при непереносимости препаратов, используемых для наркоза при хирургических операциях) (Спицын, 2008). К категории «генов внешней среды» можно отнести и некоторые онкогены, полиморфизм которых предопределяет различный риск развития злокачественных новообразований в присутствии мутагенов окружающей среды.

Материал, рассмотренный в данном разделе, показывает, что генотипы, селективно-нейтральные в условиях нативной среды, могут стать селективно-значимыми (как со знаком плюс, так и со знаком минус) в трансформированной городской среде. Актуальность данной проблемы обусловила формирование в недрах генетики человека новых направлений – экогенетики и фармакогенетики (Бочков, 1997; Спицын, 2008). В России эта ситуация особенно обострилась в последние десятилетия в связи с лавинообразным появлением новых продуктов питания и лекарственных средств, ростом загрязнения окружающей среды и развитием «вредных производств». В этой связи, в целях обеспечения личной генетической безопасности некоторые ученые считают желательным в ближайшем будущем обеспечить каждого члена популяции генетическим паспортом, содержащим данные об индивидуальном генотипе и включающим, помимо сведений о наличии генов наследственных заболеваний и предрасположений, и данные об индивидуальной непереносимости химических веществ (Баранов, 1999, 2009; Баранов и др., 2000). Такая информация может быть использована не только при оказании медицинской помощи пациенту, но и в целях профессионального отбора и профилактики.

Рассмотренные материалы свидетельствуют о том, что темпы изменения окружающей среды иногда превышают адаптивные возможности человека, и это не может не отражаться на характере естественного воспроизводства населения.

5.5. Отсутствие стабильного воспроизводства генофонда городского населения

Важнейшим критерием состояния генетического процесса в популяции является характер естественного воспроизводства населения (Алтухов, 2003; Курбатова, 1998). В демографии для его оценки используются два основных показателя: коэффициент естественного прироста (разница между числом родившихся и умерших в данном году, отнесенная на 1000 населения) и «чистый коэффициент воспроизводства» (нетто-коэффициент), показывающий соотношение численностей двух смежных поколений. В популяционной генетике эти показатели могут служить оценками приспособленности популяций (Bodmer, Cavalli-Sforza, 1976). Так, значения «чистого коэффициента воспроизводства», равные единице, свидетельствуют о стабильном воспроизводстве генофонда популяции (простое воспроизводство поколений), значения ниже единицы – о дизадаптивном характере популяционно-генетического процесса (суженное воспроизводство), а значения выше единицы – о процветании популяции (расширенное воспроизводство).

Дореволюционная Россия отличалась от стран Западной Европы высокими темпами естественного прироста, обусловленными высокой рождаемостью. В пореформенный период (1861 – 1913 гг.) на 1000 населения 50 губерний Европейской России приходилось 48,9 рождений, 34,0 смертей, а естественный прирост составлял 14,9. При этом, в городском населении показатели прироста были в два раза меньше, чем в сельском, в основном за счет более низкой рождаемости (Рашин, 1956). Стандартизованные показатели смертности (с поправкой на половозрастной состав населения) обнаруживали прямую зависимость от степени урбанизации: 32,09 в сельском населении, 33,53 в городах с населением менее 100 тыс., 36,75 в городах с населением более 100 тыс.

Во многих крупных городах России смертность была столь высока, что естественная убыль населения была для них характерна примерно до второй половины 1880-х годов (Петербург, Москва, Саратов, Кострома, Рязань, Нижний Новгород и др.). В Москве естественный прирост населения составлял положительную величину лишь в период с начала 80-х годов XIX в. до 1915 г. и в советский период – с начала 1930-х годов по 1989 г. В то же время брачная плодовитость в дореволюционный период была относительно стабильна (5-6 детей на брак) и достаточна для обеспечения расширенного воспроизводства населения. Отсутствие естественного прироста до 1880-х годов, во время Первой Мировой Войны и в 1920-е годы было связано с высокой смертностью горожан от инфекционных заболеваний – холеры, оспы, тифов, туберкулеза, детских инфекций. Особенно велика была детская смертность – из 100 родившихся 26- 27 детей умирало в возрасте до года и 39-43 в возрасте

до 5 лет. Таким образом, неблагоприятный характер процессов естественного воспроизводства в крупных городах России вплоть до 1930-х годов в основном объясняется высокой смертностью горожан.

Вторая половина XX в. характеризовалась резким падением смертности и медленным снижением рождаемости, что обеспечивало естественный прирост населения России вплоть до 1992 г. Однако, уже в этот период рождаемость была настолько низка, что не обеспечивала устойчивого воспроизводства поколений даже при относительно невысокой дорепродуктивной смертности – «чистый коэффициент воспроизводства» стал ниже единицы, начиная с середины 1960-х годов, и лишь однажды (в конце 1980-х) дотянул до уровня простого воспроизводства. В городах этот коэффициент в 1960-80-е годы варьировал в пределах 0,78-0,92. Для сельского населения расширенный характер воспроизводства сохранялся вплоть до 1992 г. (рис. 5.2).

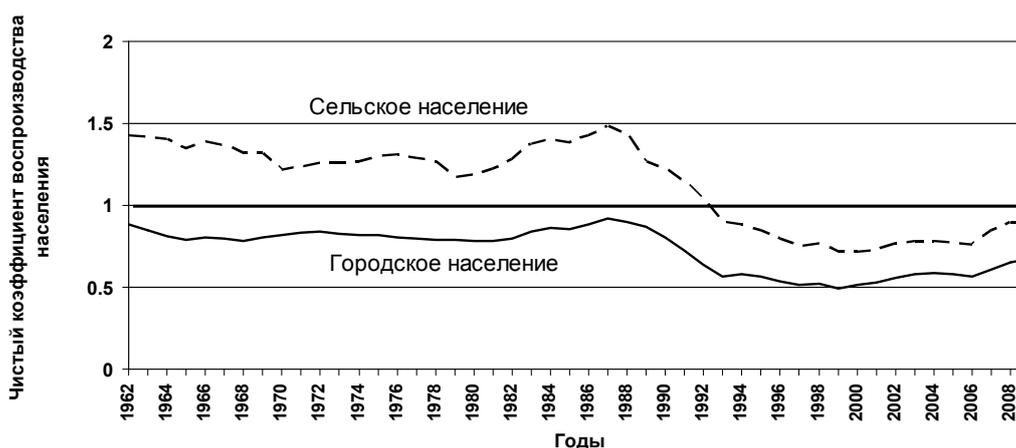


Рис. 5.2. Динамика воспроизводства городского и сельского населения России

Последнее десятилетие XX в. в России ознаменовалось резким ухудшением характера демографических процессов – в стране в целом и в большинстве ее регионов смертность превышала рождаемость, что приводило к уменьшению численности населения, иначе – к депопуляции. В Москве количество умерших превышало количество родившихся, начиная с 1989 г. (в некоторые годы – почти в 2 раза). К концу XX в. среднее число потомков в городском населении приблизилось к единице; в Москве в 2000 г. оно составило 1,25, в Санкт-Петербурге – 0,974 (Демографический ежегодник России, 2001). «Чистый

коэффициент воспроизводства» городского населения упал почти до 0,5 (рис. 5.2). Это означает, что каждое последующее поколение городских жителей будет в два раза малочисленнее предыдущего (без учета миграции). На данном этапе основной причиной суженного воспроизводства населения является низкая рождаемость, поскольку дорепродуктивная смертность относительно невелика. Средняя ожидаемая продолжительность жизни российских мужчин опустилась ниже 60 лет; разрыв в продолжительности жизни мужчин и женщин превысил 12 лет. В результате существенно деформировалась поло-возрастная структура населения – вместо традиционной «пирамиды» она приобрела форму асимметричного «волчка» (Демографический ежегодник России, 2010).

В терминах популяционной генетики такой процесс означает отсутствие стабильного воспроизводства генофонда в поколениях. Начавшись в городах, этот процесс захватил и сельские регионы России, которые на протяжении веков являлись «донорами» людских и, следовательно, генных ресурсов для городских популяций. В то же время очевидно, что драматические изменения характера воспроизводства в ближайшем будущем отразятся практически на всех сторонах жизни общества, в том числе и на человеческих взаимоотношениях. Преобладание однодетных семей приводит к разрушению всей традиционной для русского этноса структуры родства. Исчезнет разветвленная «горизонтальная» система родственных и свойственных отношений – дяди, тети - племянники, двоюродные братья и сестры, шурины, свояченицы, золовки и т. д. (см. Казаченко, 1999) и сохранится лишь родство «по вертикали» – дети - родители- деды-прадеды. В результате существенной деформации поло-возрастной структуры населения заметно возрастет доля пожилых людей, что, несомненно, изменит социально-психологический портрет общества и обострит экономические проблемы (увеличится нагрузка на трудоспособную часть населения).

В 2006 г. демографическая ситуация в России была признана катастрофической на самом «высшем» уровне (Послание Президента Федеральному собранию РФ, май 2006 г.); в 2007 г. была сформирована Концепция демографической политики РФ. Правительственные меры по «сбережению и развитию народа» принесли свои плоды – в последние годы наблюдается положительная динамика показателей рождаемости и смертности; продолжительность жизни за последнее четырехлетие возросла на 2,4 года и превысила 70 лет; все больше российских семей принимают решение о рождении второго и третьего ребенка (Курбатова, Победоносцева, 2012). В Москве в 2011 г. число родившихся, наконец, превысило число умерших, и, соответственно, стал наблюдаться положительный естественный прирост населения.

5.6. Внутригрупповой и межгрупповой отбор в городском населении

Обозначенная в предыдущих разделах динамика процессов естественного воспроизводства и тенденция релаксации и изменения характера отбора носит глобальный характер, но имеет свою специфику для разных этнорегиональных групп населения.

Рассматривая изменчивость параметров отбора в популяциях человека, следует разделять два уровня анализа: *внутрипопуляционный (внутригрупповой)* и *межпопуляционный (межгрупповой)*. В первом случае речь идет о дифференциальном размножении генотипов в популяции, во втором – о дифференциальном приросте отдельных этнотерриториальных групп с различными генофондами. По данным табл. 5.1 в мировом масштабе интенсивность межгруппового отбора, связанного с дифференциальной плодовитостью, можно оценить как $I'_f = 0,166$.

В масштабах СССР. Материалы последней переписи населения, проведенной в масштабах прежнего СССР в 1989 г., дают возможность оценить параметры *внутригруппового отбора* по методу Кроу для «титულных» национальностей республик (табл. 5.6). Данные этой таблицы наглядно показывают, что этнические группы городского населения прежнего СССР значительно различались по размерам дорепродуктивной смертности и, особенно, плодовитости. Максимальное число детей ($\bar{k} = 6,15$) при максимальной межсемейной дисперсии плодовитости ($V_k = 10,93$) было у таджиков, минимальное ($\bar{k} = 1,51$) при десятикратном уменьшении дисперсии – у латышей. У русских, украинцев и белорусов среднее число детей составляло 1,7 – 1,8, а дисперсия плодовитости имела минимальные значения ($V_k < 1$). Различия в плодовитости этнических групп коррелируют с уровнем распространения мер, направленных на ограничение рождаемости: минимальная доля женщин, использующих такие меры характерна для народов Средней Азии (таджики – 16,75%, киргизы – 25,7%, туркмены – 27,3%); казахи и азербайджанцы занимают по этому показателю промежуточное положение – 44,4 и 71,9% соответственно; женщины всех других «титулных» национальностей в подавляющем большинстве (>95%) ограничивают размер семьи, причем, к сожалению, основным методом до настоящего времени служит искусственное прерывание беременности (Darsky, Scherbov, 1990). Значения компоненты $I_f > 0,4$ характерны для молдаван, армян, азербайджанцев, эстонцев и латышей; значения $I_f < 0,3$ – характерны как для народов с наибольшей плодовитостью (узбеков, туркмен, таджиков), так и для народов с низкой рождаемостью (украинцев и белорусов). Однако, в первом случае доля генетической компоненты в межсемейной дисперсии плодовитости намного больше, чем во втором, поэтому генетическая эффективность этого вида отбора будет выше у народов Средней Азии, чем у славян.

Таблица 5.6. Индексы потенциального отбора Кроу в различных этнических группах городского населения бывшего СССР

Параметры	Национальность							
	Русские	Украинцы	Белорусы	Молдаване	Эстонцы	Литовцы	Латыши	Грузины
P_d	0,036	0,030	0,025	0,045	0,027	0,027	0,029	0,034
I_m	0,037	0,031	0,026	0,047	0,028	0,028	0,030	0,035
\bar{k}	1,677	1,751	1,820	2,001	1,629	1,764	1,510	1,912
V_k	0,916	0,888	0,899	1,855	1,066	1,144	1,001	1,420
I_f	0,326	0,290	0,272	0,463	0,402	0,367	0,439	0,388
I_f/P_s	0,338	0,299	0,279	0,485	0,413	0,377	0,452	0,402
I_{tot}	0,375	0,330	0,305	0,532	0,441	0,405	0,482	0,437
$\frac{I_f/P_s}{I_{tot}}$	0,901	0,906	0,915	0,912	0,936	0,931	0,938	0,920

Параметры	Национальность						
	Армяне	Азербайджанцы	Казахи	Узбеки	Киргизы	Туркмены	Таджики
P_d	0,038	0,048	0,051	0,066	0,053	0,086	0,093
I_m	0,040	0,050	0,054	0,071	0,056	0,094	0,103
\bar{k}	2,303	3,547	4,698	5,444	4,659	5,983	6,145
V_k	2,358	5,089	8,444	8,209	8,123	9,864	10,930
I_f	0,445	0,404	0,382	0,277	0,374	0,276	0,290
I_f/P_s	0,463	0,424	0,402	0,297	0,395	0,302	0,320
I_{tot}	0,503	0,474	0,456	0,368	0,451	0,396	0,423
$\frac{I_f/P_s}{I_{tot}}$	0,920	0,895	0,882	0,807	0,876	0,763	0,756

Примечание: данные о плодовитости рассчитаны на основе материалов Всесоюзной переписи населения СССР 1989 г. для возрастной когорты женщин 1940-1944 годов рождения (возраст 45-49 лет на момент переписи); данные о смертности рассчитаны на основе "Таблиц смертности" и ожидаемой продолжительности жизни населения СССР за 1978-1979 гг.; остальные обозначения см. примечания к табл.5.4

Компонента отбора, связанного с дифференциальной дорепродуктивной смертностью, варьировала по этническим группам от 0,026 у белорусов до 0,103 у таджиков (табл. 5.6), однако в первом случае доля генетической компоненты намного больше, поскольку в популяциях с низкой детской смертностью среди ее причин доминируют наследственные факторы, а в популяциях с высокой детской смертностью она обусловлена в основном экзогенными причинами. Несмотря на то, что уровень дорепродуктивной смертности у народов Средней Азии был выше, чем у славянских народов (у таджиков в 3 раза больше чем у украинцев и белорусов), все же различия в плодовитости перекрывают эти потери. В результате характер естественного воспроизводства городского населения у русских, украинцев, белорусов, народов Прибалтики и грузин носил суженный характер (< 2 потомков в среднем на одну женщину), а у народов Средней Азии, казахов и азербайджанцев – расширенный (3,5 – 6 потомков). Значительные межэтнические различия проявляются не только по интенсивности отбора, но и по его структуре: у большинства национальностей

внутригрупповой отбор реализуется в основном через дифференциальную плодовитость (доля I_m в I_{tot} меньше 10%), а у народов Средней Азии все еще велик вклад дорепродуктивной смертности (у таджиков и туркмен – 24%) (табл.5.6).

Таким образом, в масштабах прежнего СССР существовали выраженные межэтнические и межрегиональные различия по показателям смертности и плодовитости. Обусловлены они не биологическими, а социальными и экологическими факторами: детская смертность зависит от доступности и качества медицинской помощи, климато-географических и санитарно-гигиенических условий, материального достатка; репродуктивное поведение во многом регулируется религиозными запретами и культурными традициями и, кроме того, зависит от уровня женского образования. Различия в смертности и плодовитости между разными группами населения определяют их дифференциальный естественный прирост (а, следовательно, и их генофондов), что можно трактовать как *межгрупповой отбор*, основанный на различиях в средней приспособленности групп.

Данные табл. 5.6 позволяют оценить интенсивность межгруппового отбора по плодовитости (I'_f), рассчитав среднее число потомков по всем этническим группам и межгрупповую дисперсию плодовитости (Курбатова и др., 2007). Для городских женщин 1940-44 годов рождения эта величина составила 0,318, что сопоставимо со значениями внутригруппового отбора, представленными в табл. 5.6. Более того, в то время как внутригрупповой отбор ослабевал, интенсивность межгруппового отбора возрастала на протяжении XX в., и в городском населении была всегда выше, чем в сельском (рис. 5.3). Увеличение интенсивности межгруппового отбора отражало увеличение межэтнических различий в рождаемости, дающих в последнее время основной вклад в дифференциальную приспособленность групп. Эти различия имеют недавнее происхождение, поскольку в основном связаны с масштабами распространения мер регулирования рождаемости. Так, в начале XX в. брачная плодовитость в Европейской России была почти такой же, как у народов Средней Азии – 5-7 рождений на каждый заключенный брак (Рашин, 1956). Такой уровень плодовитости по оценкам В.В. Бунака (1980) следует считать «нормальным». В конце XX в. среднее число потомков в мусульманских этноконфессиональных группах было в 3-4 раза больше, чем в христианских. Весьма вероятно, что эти различия отражают лишь разные этапы демографического перехода и сгладятся в XXI в.

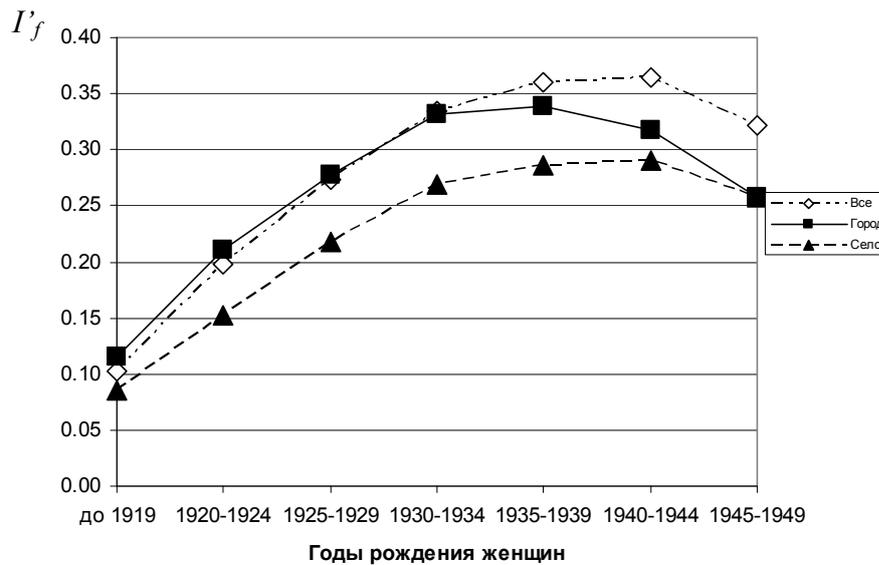


Рис.5.3. Временная динамика интенсивности межгруппового отбора в населении бывшего СССР

В масштабах современной России. Нами был проведен анализ параметров естественного воспроизводства и параметров отбора в многонациональном населении РФ, которое в меньшей степени, чем население СССР, но также характеризуется заметной этнической дифференциацией параметров воспроизводства и их временной изменчивостью (Курбатова, Победоносцева, 2009). С этой целью на основе материалов Всероссийской переписи населения 2002 г. создана база данных по параметрам отбора в 32 наиболее многочисленных этнических группах РФ. Для семи возрастных когорт женщин каждой национальности (годы рождения – от начала XX в. до 1962 г.) рассчитаны: среднее число потомков (\bar{k}) и его дисперсия (V_k), компонента отбора, связанная с дифференциальной плодовитостью (индекс Кроу, $I_f = V_k / \bar{k}^2$).

Внутригрупповой отбор. Показано, что параметр \bar{k} за исследованный период непрерывно снижался во всех этнических группах, кроме двух, что свидетельствует о повсеместном распространении практики планирования семьи. В самой старшей возрастной когорте (женщины, родившиеся до 1932 г.) минимальное значение \bar{k} (1,40) характерно для евреев, максимальное (5,56) – для тувинцев; у русских среднее число потомков (2,09) почти достигало уровня простого воспроизводства. В самой младшей возрастной когорте (женщины 1958-62 гг. рождения) минимальное значение \bar{k} (1,45) снова характерно для евреев, максимальное (3,62) – для ингушей; у русских $\bar{k} = 1,75$. Для 7 групп (русские,

украинцы, белорусы, карелы, мордва, евреи, татары) этот показатель теперь ниже необходимого даже для простого воспроизводства; для 11 групп (ингуши, чеченцы, тувинцы, дагестанцы, алтайцы, азербайджанцы, якуты, буряты, кабардинцы, хакасы, казахи) – он свидетельствует о расширенном воспроизводстве; для остальных 14 групп (армяне, башкиры, чувашы, удмурты, марийцы, немцы, осетины, балкарцы, карачаевцы, черкесы, адыги, коми, коми-пермяки, калмыки) среднее число потомков находится на уровне простого воспроизводства. Расширенный тип воспроизводства в основном представлен народами, относящимися к мусульманской и буддистской конфессиям (рис.5.4). Временная динамика параметра V_k однонаправлена (многократное снижение) во всех этнических группах, кроме евреев. В старшей возрастной когорте его значение варьировало от 1,00 у евреев до 11,65 у ингушей. В младшей возрастной когорте минимальное значение V_k (0,72) выявлено у мордвы, максимальное (5,93) у ингушей. Индекс I_f не имеет выраженной тенденции к снижению (и, напротив, обнаруживает возрастание в отдельные временные периоды) в 15 этнических группах (казахи, чеченцы, ингуши, черкесы, карачаевцы, балкарцы, кабардинцы, дагестанцы, осетины, якуты, буряты, хакасы, калмыки, евреи, карелы). В остальных группах индекс I_f снижается. В старшей возрастной когорте его значение варьировало от 0,324 у карачаевцев и калмыков до 0,602 у чувашей. В младшей возрастной когорте минимальное значение I_f (0,203) выявлено у мордвы, максимальное (0,466) – у евреев. Динамика параметров \bar{k} , V_k и I_f в некоторых этнических группах представлена на рис. 5.5.

Межгрупповой отбор. Выявлено постепенное снижение интенсивности межгруппового отбора в России (от $I'_f = 0,093$ до $I'_f = 0,035$), что обусловлено многократным снижением межгрупповой дисперсии плодовитости. Если в старших возрастных когортах различия между этническими группами в средних значениях числа потомков достигали четырехкратной величины, то в младшей когорте максимальное значение \bar{k} превышает минимальное лишь в 2,5 раза. Эти данные резко контрастируют с

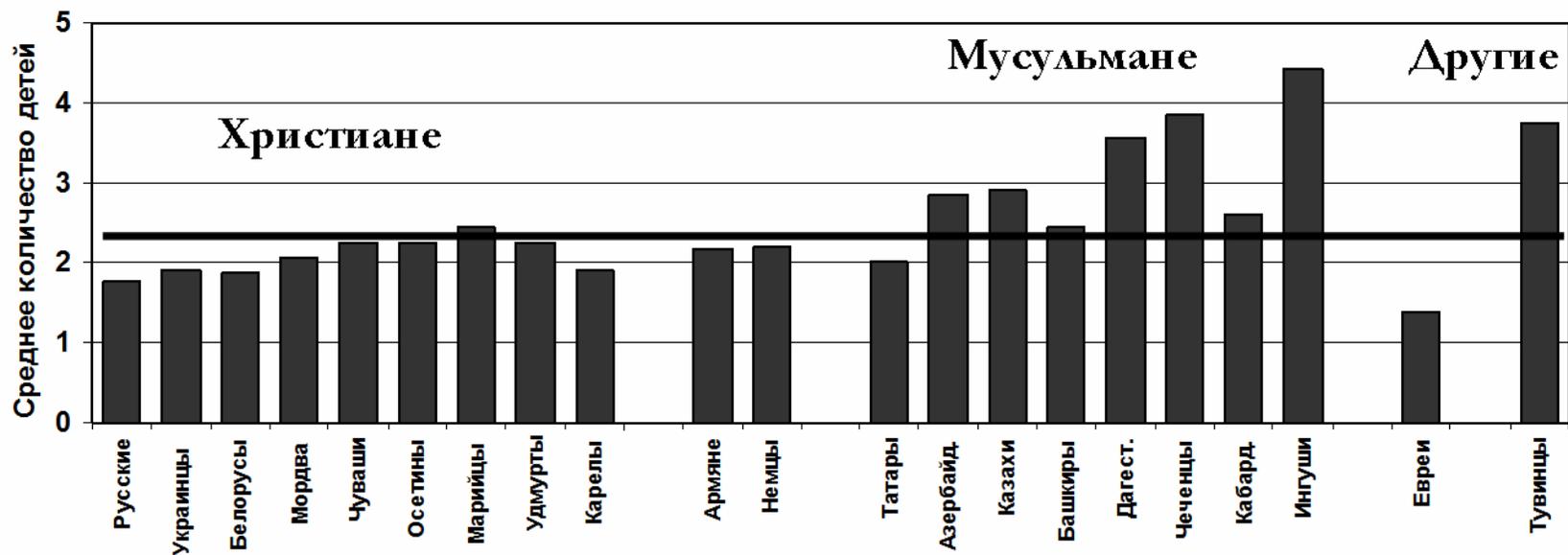


Рис. 5.4. Среднее число потомков в этнических группах РФ по переписи населения 2002 г.

Жирной горизонтальной чертой обозначен уровень итоговой рождаемости, необходимый для обеспечения простого воспроизводства (в среднем 2,1 потомка на одну женщину)

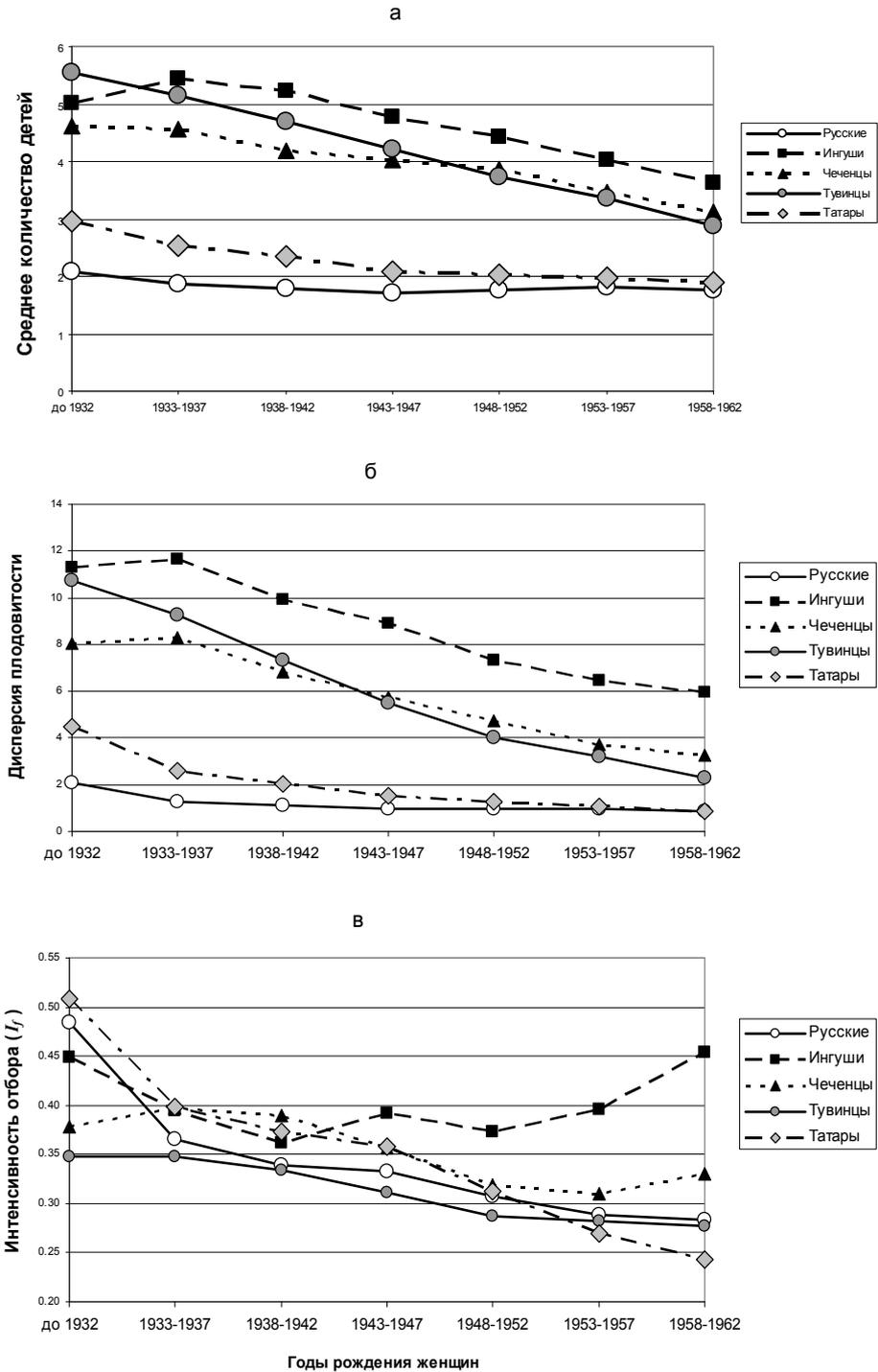


Рис. 5.5. Временная динамика параметров отбора в некоторых этнических группах РФ
(а – среднее число потомков, б – дисперсия плодovitости, в – интенсивность отбора, связанного с дифференциальной плодovitостью)

результатами аналогичных расчетов, выполненных по материалам Всесоюзной переписи населения 1989 г. для 15-ти этнических групп, представляющих «титulyные»

национальности республик СССР (приведены выше). Интенсивность межгруппового отбора в масштабах СССР непрерывно возрастала в течение полувека (от $I'_f = 0,102$ для когорт дореволюционных годов рождения до $I'_f = 0,364$ для когорт, родившихся в 1940-е годы) и была на порядок выше, чем в масштабах современной России (Рис. 5.6) (Курбатова, Победоносцева, 2009).

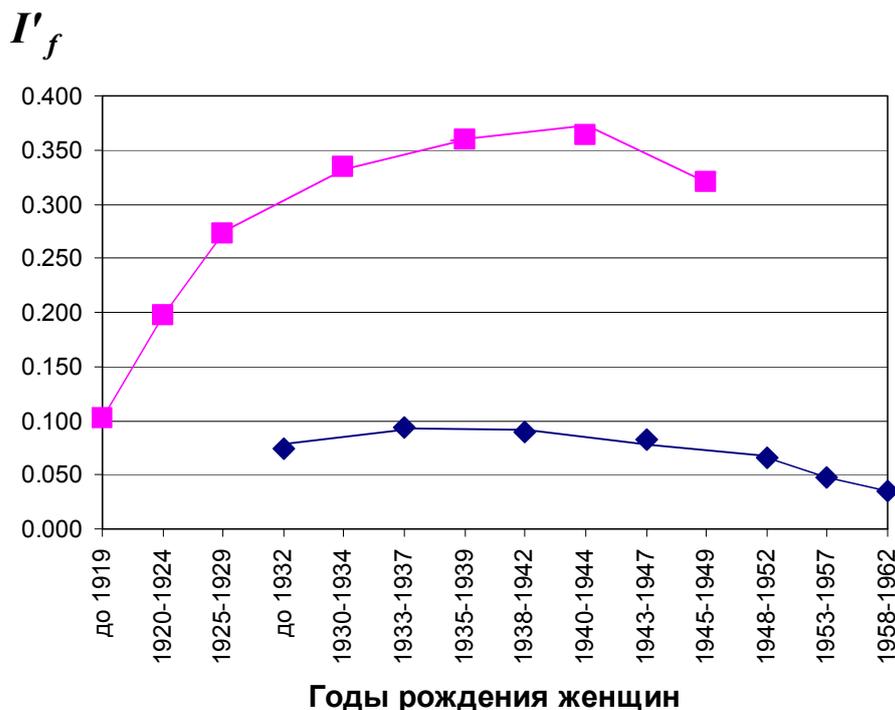


Рис. 5.6. Динамика межгруппового отбора, связанного с дифференциальной плодовитостью.

(красная линия – в масштабах СССР; синяя линия – в России по переписи 2002 г.)

К выводу о наличии межгруппового отбора можно прийти и другим путем – анализируя данные демографической статистики 1990-х годов о величине естественного прироста этнических групп РФ (Курбатова, Победоносцева, 2004). Отрицательные значения естественного прироста (естественная убыль населения) были характерны для русских и других славянских народов, а также для большинства угро-финских народов; наибольшая естественная убыль наблюдается у евреев. В то же время все народы, исповедующие ислам, – азербайджанцы, народы Кавказа и Средней Азии, татары и башкиры – сохраняли положительные значения естественного прироста (Богоявленский, 1999). На основе этих данных можно рассчитать ежегодные индексы естественного прироста этнических групп $\bar{W}_i = f_{i\ n+1} / f_{i\ n}$, ($f_{i\ n}$ – удельный вес данной этнической группы в текущем году; $f_{i\ n+1}$ – в следующем году) и средние геометрические индексы за десятилетие, которые будут эквивалентны средней приспособленности группы. Эти индексы показывают, как будет

меняться этнический состав населения России во времени (доля народов со значениями $\bar{W}_i > 1$ будет увеличиваться, со значениями $\bar{W}_i < 1$ – убывать) (рис. 5.7).

Таким образом, анализ данных демографической статистики за годы «на рубеже веков» показывает, что межгрупповой отбор, основанный на межэтнических различиях в рождаемости, типичен и для современной России. Аналогичные процессы наблюдаются и в отдельных городах с многонациональным составом населения.

Внутригрупповой и межгрупповой отбор в крупнейших мегаполисах России. На основе материалов Всероссийской переписи населения 2002 г. (Рождаемость, 2005) нами создана база данных по показателям естественного воспроизводства и параметрам отбора в наиболее многочисленных этнических группах Москвы (русские, украинцы, татары) и Санкт-Петербурга (русские, украинцы, белорусы, евреи). Для семи возрастных когорт женщин (годы рождения – от начала XX в. до 1962 г.) каждой национальности рассчитаны: среднее число потомков (\bar{k}) и его дисперсия (V_k), компонента отбора, связанная с дифференциальной плодовитостью (индекс Кроу, I_f).

К сожалению, в опубликованных материалах переписи не представлены данные о малочисленных, но активно растущих национальных диаспорах Москвы и Петербурга, характеризующихся высокой рождаемостью (народы Северного Кавказа, Закавказья и Средней Азии).

На протяжении всего рассмотренного периода в Москве и Петербурге у женщин 5 национальностей, по которым представлены данные в опубликованных материалах переписи (русские, украинцы, белорусы, евреи, татары), среднее число потомков не достигало необходимого для простого воспроизводства (табл. 5.7). Сравнение проведено по предпоследней возрастной когорте женщин (1953-57 гг. рождения), поскольку плодовитость самой молодой когорты нельзя считать полностью исчерпанной на момент проведения переписи.

В Москве по данным о предпоследней возрастной когорте национальностей по среднему числу детей распределяются следующим образом: русские (1,48) – украинцы (1,58) – татары (1,61). Минимальные размеры семьи характерны для когорты женщин 1938-42 гг. рождения. В послевоенных когортах среднее число рождений постепенно увеличивалось (если не брать в расчет самую молодую когорту, плодовитость которой еще не исчерпана). Доля инфертильных женщин (не имеющих рождений к концу репродуктивного периода) варьирует у русских от 7,82% (в предпоследней возрастной когорте) до 10,68% (в самой старшей когорте); у украинцев – от 6,67 до 7,99; у татар – от 6,08 до 8,44. У русских на протяжении всего рассмотренного периода модальный класс

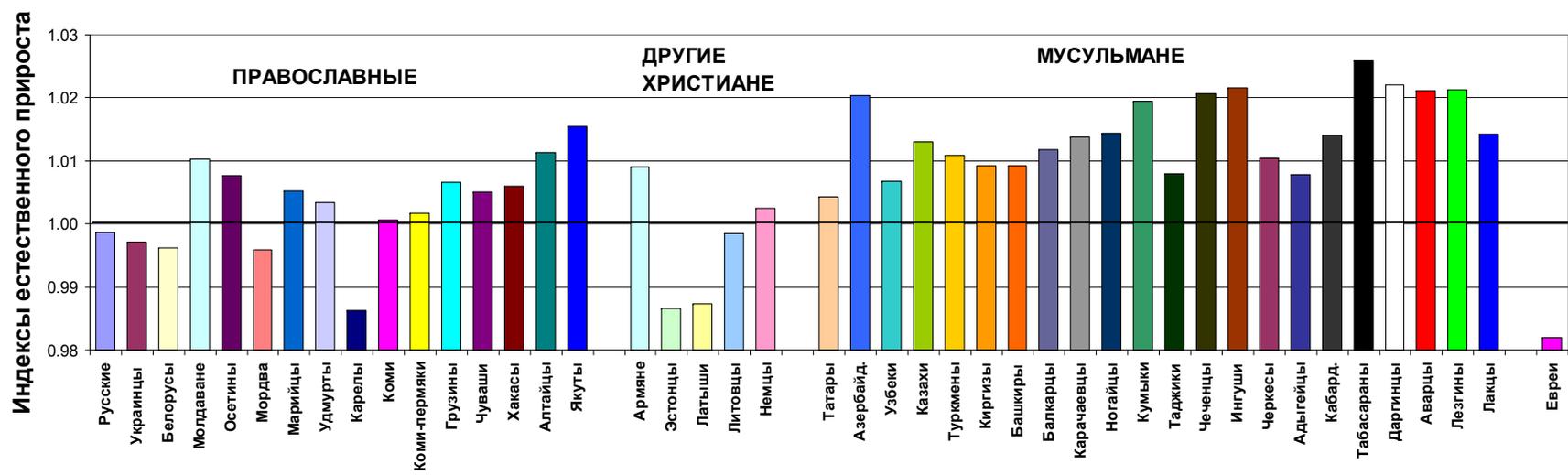


Рис. 5.7. Среднегодовые (с 1989 по 1999 г.) индексы естественного прироста этнических групп России

распределения числа потомков приходится на «1», у украинцев и татар – на «2» в последних трех когортах (у татар и в двух самых старших когортах).

В Петербурге по среднему числу детей у женщин 1953-57 гг. рождения национальности распределяются в следующем порядке: евреи (1,33) – русские (1,45) – украинцы (1,51) – белорусы (1,52). У русских и украинцев в Петербурге рождаемость еще ниже, чем в Москве. Минимальные размеры семьи характерны для когорты 1933-37 гг. рождения (русские, евреи) и когорты 1943-47 гг. рождения (украинцы, белорусы). Доля инфертильных женщин у русских варьирует от 9,53% до 13,19%, у украинок от 7,34 до 9,79; у белорусок от 6,82 до 11,77; евреек – от 14,12 до 20,49. В Петербурге, как и в Москве, у русских на протяжении всего рассмотренного периода модальный класс распределения числа потомков приходится на «1», так же и у евреев; у украинцев – на «2» в двух самых молодых когортах и в самой старшей; у белорусов – на «2» только в трех последних когортах.

Различия в распределении горожанок разных национальностей по числу рожденных детей проиллюстрированы на рис. 5.8.

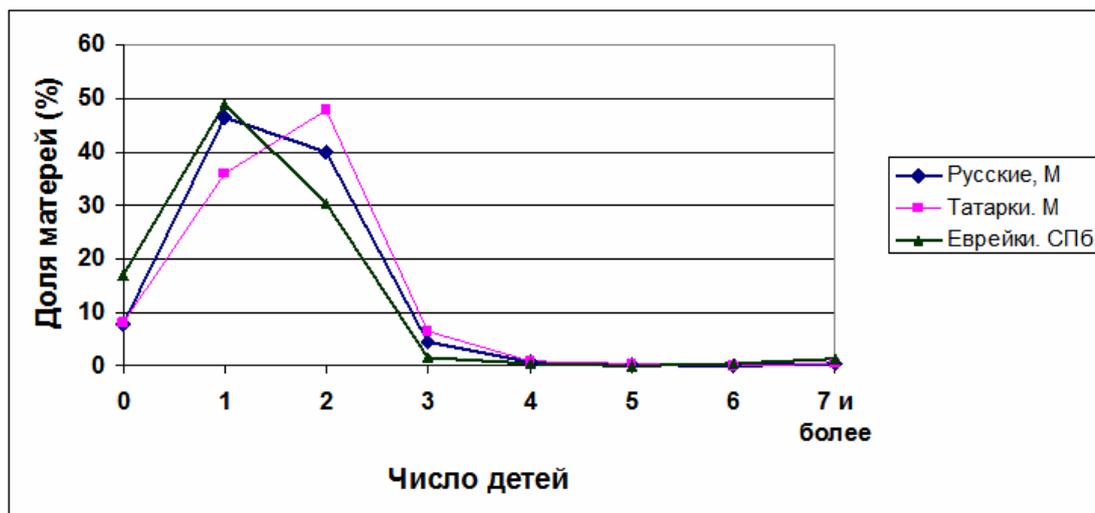


Рис. 5.8. Распределение женщин разных национальностей в Москве и Санкт-Петербурге по числу рожденных детей в возрастной группе от 45 до 49 лет

Значения индекса Кроу, обусловленного дифференциальной плодовитостью, были относительно высоки у когорт, родившихся до Великой Отечественной Войны, а затем стабилизировались на уровне 0,3 – 0,4, что связано с относительной стабилизацией межсемейной дисперсии плодовитости (табл. 5.7). Таким образом, можно сказать, что в

Таблица 5.7. Динамика параметров отбора, обусловленного дифференциальной плодовитостью, в наиболее представительных этнических группах Москвы и Санкт-Петербурга

Возрастная когорта, лет	Годы рождения	Количество детей										
		\bar{k}	V_k	I_f	0	1	2	3	4	5	6	7 и более
Русские, Москва												
40-44	1958-1962	1.460	0.738	0.346	8.13	47.27	38.90	4.22	0.71	0.19	0.11	0.47
45-49	1953-1957	1.477	0.732	0.336	7.82	46.30	40.02	4.36	0.72	0.23	0.10	0.45
50-54	1948-1952	1.434	0.728	0.354	8.25	49.18	37.29	3.83	0.64	0.23	0.13	0.45
55-59	1943-1947	1.364	0.686	0.369	9.20	52.74	33.84	3.05	0.48	0.17	0.10	0.42
60-64	1938-1942	1.350	0.669	0.367	9.25	53.55	33.36	2.75	0.46	0.12	0.08	0.43
65-69	1933-1937	1.363	0.662	0.356	9.15	52.46	34.32	3.00	0.49	0.12	0.08	0.39
>70	до 1932	1.475	0.965	0.443	10.68	45.88	34.61	6.12	1.44	0.50	0.23	0.54
Украинцы, Москва												
40-44	1958-1962	1.583	0.817	0.326	6.67	40.71	45.87	5.04	0.79	0.08	0.12	0.71
45-49	1953-1957	1.585	0.809	0.322	7.09	39.90	45.61	5.31	0.97	0.56	0.05	0.51
50-54	1948-1952	1.562	0.804	0.329	6.80	42.29	43.94	5.11	1.04	0.10	0.06	0.66
55-59	1943-1947	1.479	0.684	0.312	7.80	44.81	42.24	3.90	0.74	0.07	0.00	0.44
60-64	1938-1942	1.451	0.583	0.277	7.02	47.69	40.14	4.38	0.40	0.12	0.06	0.18
65-69	1933-1937	1.493	0.616	0.276	6.34	46.13	41.63	4.85	0.53	0.16	0.21	0.16
>70	до 1932	1.637	1.051	0.392	7.99	40.18	39.56	8.46	2.09	0.76	0.36	0.60
Татары, Москва												
40-44	1958-1962	1.607	0.741	0.287	6.08	38.71	47.58	6.08	0.60	0.32	0.14	0.50
45-49	1953-1957	1.612	0.811	0.312	7.99	35.85	47.73	6.40	0.99	0.55	0.05	0.44
50-54	1948-1952	1.571	0.687	0.278	6.69	40.05	45.59	6.43	0.66	0.06	0.32	0.19
55-59	1943-1947	1.551	0.801	0.333	7.00	42.99	42.75	5.18	1.16	0.12	0.35	0.46
60-64	1938-1942	1.527	0.871	0.374	8.36	43.74	40.35	5.06	1.33	0.34	0.37	0.46
65-69	1933-1937	1.653	1.027	0.376	8.17	38.18	40.96	8.86	2.47	0.59	0.10	0.67
>70	до 1932	1.961	1.960	0.510	8.44	33.04	34.86	13.83	4.34	2.72	1.24	1.54

Таблица 5.7 (продолжение)

Возрастная когорта, лет	Годы рождения	Количество детей										
		\bar{k}	V_k	I_f	0	1	2	3	4	5	6	7 и более
Русские, Санкт-Петербург												
40-44	1958-1962	1.437	0.767	0.371	9.99	45.76	38.41	4.45	0.67	0.16	0.11	0.44
45-49	1953-1957	1.455	0.760	0.359	9.53	45.06	39.38	4.55	0.73	0.20	0.13	0.42
50-54	1948-1952	1.409	0.751	0.378	10.37	47.39	36.71	4.12	0.66	0.26	0.11	0.38
55-59	1943-1947	1.322	0.701	0.401	11.91	51.15	32.71	3.08	0.55	0.19	0.06	0.33
60-64	1938-1942	1.301	0.684	0.404	11.39	53.95	30.92	2.72	0.43	0.12	0.08	0.39
65-69	1933-1937	1.291	0.665	0.399	11.70	53.96	30.67	2.70	0.43	0.11	0.08	0.34
>70	до 1932	1.388	0.926	0.480	13.19	47.54	31.47	5.52	1.24	0.42	0.18	0.43
Украинцы, Санкт-Петербург												
40-44	1958-1962	1.521	0.712	0.308	7.34	42.49	44.50	4.67	0.25	0.17	0.08	0.50
45-49	1953-1957	1.507	0.626	0.276	8.12	40.39	46.10	4.78	0.25	0.09	0.00	0.27
50-54	1948-1952	1.488	0.795	0.359	9.79	42.09	41.65	4.72	0.88	0.35	0.09	0.42
55-59	1943-1947	1.432	0.692	0.338	9.37	45.52	40.18	4.33	0.00	0.00	0.15	0.45
60-64	1938-1942	1.436	0.644	0.312	8.89	46.78	38.09	5.37	0.32	0.44	0.00	0.12
65-69	1933-1937	1.433	0.577	0.281	7.74	47.63	39.73	4.01	0.73	0.00	0.00	0.16
>70	до 1932	1.622	0.975	0.371	8.65	38.72	40.55	8.46	2.28	0.63	0.31	0.39
Белорусы, Санкт-Петербург												
40-44	1958-1962	1.541	0.6172	0.260	6.82	40.11	47.13	5.05	0.50	0.10	0.00	0.30
45-49	1953-1957	1.520	0.6862	0.297	8.50	39.98	45.24	5.26	0.67	0.00	0.00	0.35
50-54	1948-1952	1.499	0.6994	0.311	7.98	42.95	43.21	4.60	0.61	0.13	0.13	0.39
55-59	1943-1947	1.445	0.9308	0.446	11.77	44.03	37.49	4.78	1.08	0.00	0.00	0.85
60-64	1938-1942	1.453	0.8415	0.399	8.37	49.09	37.79	3.09	0.45	0.45	0.16	0.61
65-69	1933-1937	1.494	0.9512	0.426	9.20	45.40	38.58	4.44	1.17	0.18	0.00	1.03
>70	до 1932	1.540	1.1592	0.489	11.72	42.57	34.18	6.90	2.58	1.06	0.63	0.36

Таблица 5.7 (окончание)

Возрастная когорта, лет	Годы рождения	Количество детей										
		\bar{k}	V_k	I_f	0	1	2	3	4	5	6	7 и более
Еврей, Санкт-Петербург												
40-44	1958-1962	1.250	0.7299	0.467	14.12	52.97	30.65	1.13	0.56	0.00	0.00	0.56
45-49	1953-1957	1.333	1.3930	0.784	17.06	48.92	30.24	1.62	0.43	0.00	0.43	1.30
50-54	1948-1952	1.240	0.6920	0.450	14.98	51.72	30.61	1.72	0.33	0.33	0.00	0.33
55-59	1943-1947	1.225	0.6695	0.446	14.29	53.62	30.47	0.49	0.28	0.28	0.28	0.28
60-64	1938-1942	1.137	0.6126	0.474	18.18	53.94	25.40	1.92	0.35	0.00	0.00	0.20
65-69	1933-1937	1.074	0.6008	0.521	20.49	54.36	23.82	0.98	0.00	0.00	0.00	0.34
>70	до 1932	1.185	0.8642	0.615	20.06	49.48	26.39	2.57	0.61	0.31	0.06	0.50

рассмотренных мегаполисах процесс релаксации отбора в отношении той его компоненты, которая обусловлена дифференциальной плодовитостью, практически прекратился.

Отдельно рассмотрены параметры *межгруппового отбора*, обусловленного межэтническими различиями в числе потомков (табл. 5.8). В Москве интенсивность межгруппового отбора за рассмотренный период сократилась на порядок; минимальные значения среднего числа потомков всегда были характерны для русских, максимальные – для татар. В Петербурге интенсивность межгруппового отбора сократилась в 2 раза; минимальные значения среднего числа потомков всегда отмечались у евреев, максимальные – у украинцев (в самой старшей возрастной когорте) и белорусов (во всех остальных когортах). Значение I'_f для мегаполисов на порядок меньше, чем в масштабах РФ. На полученный результат несомненно оказывает влияние крайне ограниченный спектр национальностей для Москвы и Петербурга, по которым имеются данные в опубликованных материалах переписи 2002 года.

В этой связи, есть смысл еще раз обратиться к данным демографической статистики о естественном приросте этнических групп, где число групп может быть намного больше (к сожалению, с начала XXI в. этот источник более не существует). В Москве по статистическим данным 1926 года о естественном воспроизводстве 9-ти этнических групп, все этнические группы, кроме немцев, характеризовались положительными значениями естественного прироста, при этом, максимальная рождаемость была у татар, а коэффициент естественного прироста у татар был в 2 раза больше, чем у русских (табл. 5.9).

Возвратившись к модели «изоляты», представленной на рис. 2.1, можно приписать каждой субпопуляции (этнической группе) соответствующую величину \bar{W}_i и продемонстрировать эффект межгруппового отбора в масштабах города. Соответствующие расчеты для Москвы представлены на рис. 5.9. Значения индексов естественного прироста $\bar{W}_i > 1$ характерны для всех этнических групп, исповедующих ислам (они максимальны у “молодых” северо-кавказских диаспор и азербайджанцев, а у татар – старой московской общины – мало отличаются от православных), а также армян, грузин осетин; молдаван, чувашей и марийцев; минимальные значения $\bar{W} < 1$ характерны для евреев.

Таблица 5.8. Динамика параметров межгруппового отбора в населении Москвы и Санкт-Петербурга

Москва

Возрастная когорта (лет)	Минимальные значения среднего числа потомков		Максимальные значения среднего числа потомков		\bar{k}	$V_{\bar{k}}$	I'_f
	\bar{k}_{min}	Национальность	\bar{k}_{max}	Национальность			
40-44	1.460	Русские	1.607	Татары	1.550	0.0062	0.0026
45-49	1.477	Русские	1.612	Татары	1.558	0.0051	0.0021
50-54	1.434	Русские	1.571	Татары	1.523	0.0059	0.0026
55-59	1.364	Русские	1.551	Татары	1.465	0.0089	0.0042
60-64	1.350	Русские	1.527	Татары	1.442	0.0079	0.0038
65-69	1.363	Русские	1.653	Татары	1.503	0.0211	0.0093
>70	1.475	Русские	1.961	Татары	1.691	0.0611	0.0214

Санкт-Петербург

Возрастная когорта (лет)	Минимальные значения среднего числа потомков		Максимальные значения среднего числа потомков		\bar{k}	$V_{\bar{k}}$	I'_f
	\bar{k}_{min}	Национальность	\bar{k}_{max}	Национальность			
40-44	1.250	Евреи	1.541	Белорусы	1.437	0.0176	0.0085
45-49	1.333	Евреи	1.520	Белорусы	1.454	0.0073	0.0034
50-54	1.240	Евреи	1.499	Белорусы	1.409	0.0143	0.0072
55-59	1.225	Евреи	1.445	Белорусы	1.356	0.0106	0.0058
60-64	1.137	Евреи	1.453	Белорусы	1.332	0.0214	0.0121
65-69	1.074	Евреи	1.494	Белорусы	1.323	0.0349	0.0199
>70	1.185	Евреи	1.622	Украинцы	1.434	0.0369	0.0180

Таблица 5.9. Параметры естественного воспроизводства ряда этнических групп Москвы и России в 1926 г.

Этническая группа	Москва			Россия		
	Рождаемость	Смертность	Ест. прирост	Рождаемость	Смертность	Ест. прирост
Русские	29,94	13,48	16,45	44,38	21,50	22,88
Украинцы	7,90	5,49	2,41	29,45	10,63	18,82
Белорусы	7,69	4,37	3,31	27,57	10,19	17,38
Немцы	15,67	16,54	-0,86	43,86	17,72	26,14
Евреи	17,72	7,51	10,21	18,67	8,34	10,33
Поляки	18,59	11,79	6,80	24,16	13,60	10,56
Татары	47,66	15,36	32,30	42,03	17,12	24,91
Армяне	19,41	9,05	10,37	23,39	12,75	10,64
Латыши	18,66	11,15	7,50	25,60	12,73	12,87
В целом	29,04	13,23	15,81	44,26	21,47	22,79
2010	10,7	10,9	-0,2	12,50	14,20	-1,70
2011	10,70	9,70	1,1	12,60	13,50	-0,90
2012	11,30	9,90	1,40	13,30	13,30	-0,01

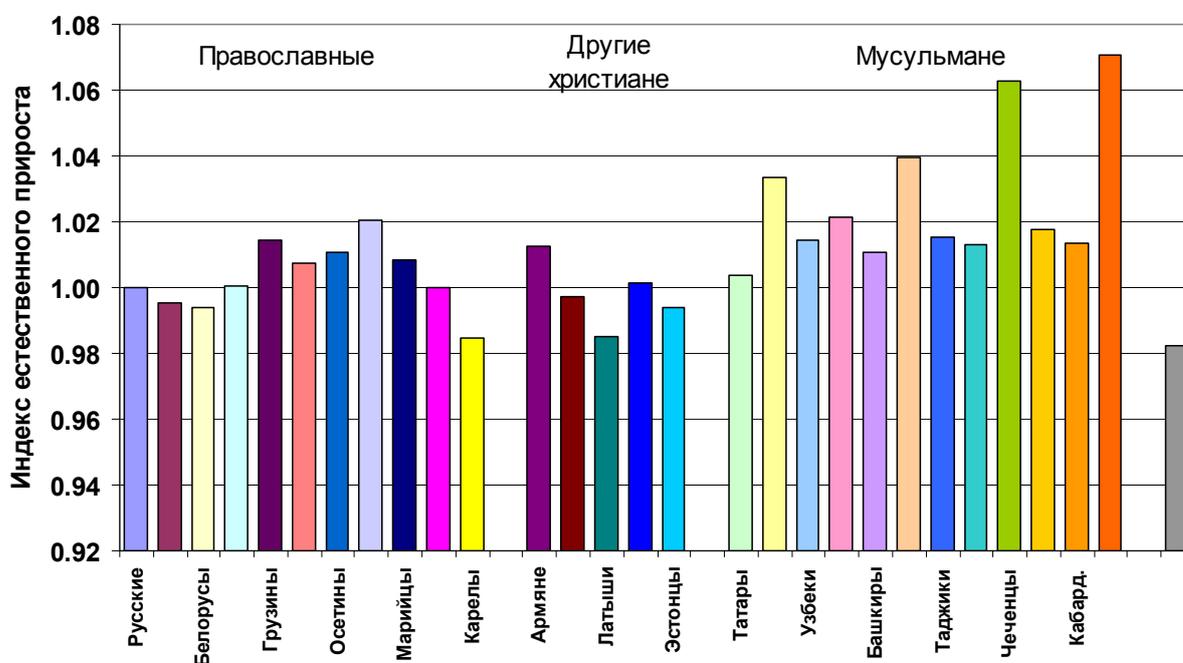


Рис. 5.9. Среднегодовые (с 1994 по 1999 г.) индексы естественного прироста этнических групп Москвы

Есть основания полагать, что репродуктивное поведение мигрантов в новой этнокультурной среде со временем трансформируется в направлении сближения с коренным городским населением и, следовательно, различия в показателях рождаемости у этнических групп исчезнут. Следует еще раз отметить, что выявленная дифференциация этнических групп по уровням естественного прироста отражает не различия в их биологической приспособленности, а влияние социокультурных и демографических факторов. В Москве более благоприятные соотношения рождаемости и смертности в мусульманских этноконфессиональных группах связаны не только с особенностями репродуктивного поведения (традиции многодетности, соблюдение религиозных запретов в отношении регулирования рождаемости, в особенности аборт), но и более молодым возрастным составом и повышенной долей лиц, состоящих в браке. С другой стороны, значительное (в Москве – десятикратное!) превышение смертности над рождаемостью у евреев было связано не столько с малодетностью, сколько с пожилым возрастным составом этой группы, являющимся результатом более интенсивной эмиграции молодежи. Так, согласно данным Микрорепериси 1994 г., средний возраст евреев в Москве составлял 52,5 лет для мужчин и 56,2 для женщин, тогда как для москвичей-азербайджанцев – всего 29,0 и 23,7 лет, соответственно.

Впрочем, какими бы причинами ни были обусловлены межэтнические различия в темпах естественного прироста, их наличие в популяции означает, что соотношение отдельных этнических групп, а значит и их генофондов, в городе будет меняться. Результат проявится и на уровне генофонда всей городской популяции. Динамика генетической структуры многонациональной популяции по конкретным локусам будет определяться произведением частот генов, характерных для отдельных этнических групп, на их удельный вес в популяции и среднюю приспособленность в степени t :

$$\bar{q}_t = \sum q_i f_i \bar{W}_i^t .$$

« « «

Материалы данной главы иллюстрируют отдельную цитату из книги В.П. Алексева (1993): *«При любом...изменении стандартных условий отбор изменяет свое действие и по интенсивности, и по направлению, следовательно, подвижность социальной среды также входит в число фундаментальных причин, обуславливающих специфику действия отбора и селективных процессов в человеческом обществе».*

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты нашего исследования демонстрируют возможности демографической генетики в плане изучения популяционной структуры городского населения и прогнозирования динамики его генофонда. Они рисуют отличительные особенности городов-мегаполисов как относительно новых популяционных структур: огромный эффективный объем и высокая плотность населения; отсутствие устойчивого воспроизводства генофонда в поколениях; преобладающая роль центростремительной миграции, полиэтничный состав населения, аутбредный тип брачной структуры, наличие внутренней подразделенности и межгруппового отбора; искусственная среда обитания, требующая адаптации к новым условиям. Некоторые из перечисленных особенностей носят общий характер, другие имеют пространственную и временную специфику. В целом можно сказать, что современный мегаполис в историческом плане представляет новую, непривычную для человека среду обитания (для нашей страны – 4 – 5 поколений).

Многие отличительные черты были присущи городским популяциям с момента их возникновения. Процессы естественного воспроизводства городского населения в исторической ретроспективе всегда носили нестабильный характер. Вначале основной причиной была высокая дорепродуктивная (особенно детская) смертность, а на современном этапе – крайне низкая рождаемость. С демографических позиций вполне оправдана часто используемая в западноевропейской литературе XIX в. метафора «*город-Молох*». С позиций демографической генетики нами было показано, что в течение многих веков интенсивность естественного отбора в городах была выше, чем в сельской местности и даже выше, чем в популяциях с традиционным социокультурным укладом, вследствие большой плотности населения, плохого санитарно-гигиенического состояния среды и тяжелых условий труда и быта большинства горожан. Таким образом, городские популяции неадаптивны на всех стадиях своей эволюции. Парадоксальным – с точки зрения классической теории адаптации – образом, численность городских популяций непрерывно возрастает, за счет того, что в эту «инадаптивную впадину» или «черную дыру» постоянно устремляются мигранты. Как заметили авторы известной монографии, «*Гены рождаются в сельской местности, а умирают в городе*» (Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971).

Основным фактором популяционной динамики городского населения было и остается давление миграции. Приток мигрантов, обеспечивающий рост городов, сам по себе приводит к нестабильному состоянию генофондов городского населения. Образное выражение В.П.Алексеева (1993) «*городская популяция – проточный пруд, вода в котором постоянно меняется, но очертания берегов сохраняются надолго*» — в терминах популяционной

генетики означает постоянное обновление генофонда городской популяции за счет генов, привносимых мигрантами. В итоге генофонд городской популяции представляет собой неслучайную и изменяющуюся во времени выборку генов из генофондов множества не только соседних, но и дальних популяций. Можно сказать, что городские популяции «перекачивают» межпопуляционное разнообразие и соседних, и дальних популяций – в свое – внутривидовое. Сам характер миграционных процессов также претерпевает изменения во времени – увеличивается радиус центростремительной миграции, ослабевает ее зависимость от географического расстояния (изоляция расстоянием), все более пестрым становится этнический состав прибывающих в город мигрантов.

Характерной особенностью структуры городского населения является несоответствие модели панмиксной популяции, описываемой законом равновесия Харди-Вайнберга. Под покровом панмиксии может скрываться и сохраняться круг брачных связей, характерный в прошлом для сельского населения. На смену существовавшей в большинстве старых городов неоднородности расселения различных этнодемографических групп приходит новая «этническая топография», создаваемая новыми волнами разноплеменных мигрантов. Историческая преемственность развития отдельных городских частей приводит к тому, что *«город на малом пространстве воспроизводит пространственную генетическую структуру населения обширных регионов страны, из которых шел приток в город»* (Рычков, Балановская, 1996). Пространственная неоднородность генофонда в нативных популяциях сама по себе имеет адаптивное значение. В условиях пространственно деструктурированного генофонда потери в результате неблагоприятных средовых воздействий (например, эпидемий) выше, чем в естественной подразделенной системе (Рычков, 1979). В городе адаптивный смысл подразделенности другой – она формируется не в результате адаптации к экологическим факторам, а консолидации среди “своих”.

Относительно новыми особенностями городских популяций, связанными с изменениями самой городской среды, являются увеличение темпов мутационного процесса в результате ее загрязнения и ослабление отбора вследствие изменения социума. Оба эти фактора способствуют увеличению генетического груза популяции. В XX в. компонента отбора, связанная с дифференциальной дорепродуктивной смертностью, многократно уменьшилась в результате социального прогресса и успехов медицины. Компонента отбора, связанная с дифференциальной плодовитостью, падает в связи с уменьшением межсемейной дисперсии плодовитости, идущим параллельно со снижением рождаемости, вследствие распространения практики планирования семьи. Новые эколого-генетические факторы – питание, образ жизни, характер профессиональной деятельности – также связанные с возрастанием роли искусственной среды, видоизменяют процессы отбора. Миграция может

быть еще одним фактором динамики генетического груза, приводя к изменению спектра и частот наследственной патологии.

В российских городах характер генетико-демографических процессов имеет свою специфику. Население крупных городов издавна было полиэтничным и поликонфессиональным. К концу XX в. Москва стала центром миграционного притяжения всех этнорегиональных групп населения прежнего СССР, а затем России и «ближнего зарубежья». Для «старых» этнических групп положительная брачная ассортативность по большинству генетически-значимых признаков ослабла. В то же время для «новых» национальных общин, еще не вполне интегрировавшихся в иноэтничную городскую среду характерно предпочтение внутриэтнических браков и тенденция к формированию «анклавов» на городской территории. Пространственно-территориальная дифференциация населения характерна и для такого социально-профессионального маркера как уровень образования. Все же масштабы аутбридинга нарастают. В Москве доля межэтнических браков приблизилась к величине, ожидаемой при панмиксии. Это оправдывает мелькающие на страницах печатных изданий упоминания о Москве как о «Новом Вавилоне». Максимальные масштабы аутбридинга характерны для русских женщин, потомки которых от смешанных браков в основном выбирают для себя национальность матери. Можно считать, что к такому мегаполису применимы обе социологические модели – «плавильного котла» и «мультикультурализма».

В России отличительной особенностью последнего десятилетия XX в. и первого десятилетия XXI в. стало резкое ухудшение параметров естественного воспроизводства населения, которое приобрело в городах характер демографической катастрофы. Рождаемость упала до таких величин, которые приводили к сокращению численности последующих поколений вдвое, по сравнению с предыдущими. В то же время обозначились межэтнические различия по показателям рождаемости, что приводит к эффектам межгруппового отбора. Демографическая ситуация в России начала постепенно улучшаться после признания демографических проблем приоритетными для страны (Послание Президента Федеральному собранию РФ, 2006) и внедрению правительственных мер по «сбережению и развитию народа». В последние годы наблюдается обнадеживающая динамика показателей естественного воспроизводства: положительный естественный прирост вновь обозначился в Москве, начиная с 2011 г., в России в целом – в 2013 г. (www.gks.ru).

Методы демографической генетики дают уникальную возможность прогнозирования тенденций динамики генофонда. Очевидно, что межэтнические различия в темпах миграционного и естественного приростов обусловят в долговременной перспективе

изменения этнического состава населения крупных городов – сделанный нами вариант прогноза для Москвы, представленный в таблицах. ЗАКЛЮЧЕНИЯ 1 и 2, в значительной степени оправдался материалами Всероссийской переписи населения 2002 г. К 2025 г. доля русских в населении Москвы может упасть до 73%, по сравнению с 90,5% в 1994 г.

Таблица ЗАКЛЮЧЕНИЕ_1. Прогноз динамики этнического состава Москвы

Националь-ность	Конфес-сия	Оценка 1994 г.	Прирост за 6 лет			Оценка 2000 г.	Удельный вес, %			Прогноз, % 2025 г.
			общий	естеств.	миграц.		1994 г.	2000 г.	2002 г.	
Русские	прав.	7 958 633	-205 634	-368 052	162 419	7 753 000	90,51	89,79	84,83	73,43
Украинцы	прав.	213 876	6 853	-15 223	22 076	220 729	2,43	2,56	2,44	2,66
Белорусы	прав.	59 982	-861	-4 794	3 933	59 121	0,68	0,68	0,57	0,59
Мордва	прав.	27 826	12	-1 179	1 191	27 838	0,32	0,32	0,23	0,29
Грузины	прав.	25 974	8 834	1 006	7 828	34 808	0,30	0,40	0,52	1,25
Чуваши	прав.	16 692	267	-48	315	16 959	0,19	0,20	0,15	0,19
Молдаване	прав.	4 231	1 342	326	1 016	5 574	0,05	0,06	0,35	0,19
Марийцы	прав.	2 925	39	10	29	2 964	0,03	0,03	0,02	0,03
Удмурты	прав.	2 496	-33	-117	84	2 463	0,03	0,03	0,02	0,02
Карелы	прав.	1 014	-123	-131	8	891	0,01	0,01	0,01	0,01
Осетины	пр./ис.	6 337	2 116	110	2 006	8 454	0,07	0,10	0,10	0,30
Армяне	моноф.	59 182	23 056	1 742	21 314	82 238	0,67	0,95	1,20	3,42
Немцы	лютер.	3 471	-346	-215	-132	3 125	0,04	0,04	0,05	0,02
Латыши	лютер.	2 886	-342	-372	30	2 544	0,03	0,03	0,02	0,02
Литовцы	катол.	2 086	-26	-77	51	2 060	0,02	0,02	0,02	0,02
Эстонцы	лютер.	1 774	-105	-142	36	1 669	0,02	0,02	0,01	0,01
Евреи	иудаизм	130 318	-31 409	-18 706	-12 703	98 909	1,48	1,15	0,76	0,33
Татары	ислам	171 229	801	-4 377	5 178	172 030	1,95	1,99	1,60	1,85
Азербайд.	ислам	22 542	10 769	3 656	7 113	33 311	0,26	0,39	0,92	1,79
Узбеки	ислам	7 195	865	294	570	8 060	0,08	0,09	0,23	0,14
Казахи	ислам	4 699	641	397	244	5 341	0,05	0,06	0,08	0,10
Башкиры	ислам	4 602	630	81	549	5 232	0,05	0,06	0,06	0,09
Дагест.	ислам	4 524	3 680	920	2 761	8 204	0,05	0,10	0,17	1,04
Таджики	ислам	4 387	1 105	205	900	5 493	0,05	0,06	0,34	0,15
Киргизы	ислам	3 139	193	99	93	3 332	0,04	0,04	0,04	0,05
Чеченцы	ислам	2 944	5 559	1 102	4 457	8 503	0,03	0,10	0,14	7,45
Туркмены	ислам	1 774	288	104	184	2 063	0,02	0,02	0,03	0,04
Кабард.	ислам	1 677	289	55	234	1 966	0,02	0,02	0,02	0,04
Ингуши	ислам	994	2 002	433	1 568	2 996	0,01	0,03	0,04	3,13
Буряты	буддизм	1 794	661	25	636	2 455	0,02	0,03	0,02	0,10
Прочие		41 691	10 829	525	10 304	52 520	0,47	0,61	4,98	1,25
Всего		8 792 900	-158 047	-402 341	244 294	8 634 853	100,0	100,0	100	100,0

Таблица ЗАКЛЮЧЕНИЕ_2. Прогноз динамики конфессионального состава Москвы

Конфессия	1994		2000		2002		Прогноз 2025
	N	%	N	%	N	%	%
Православные	8 319 987	94,62	8 132 801	94,19	9 270 139	89,28	78,96
Монофизиты (армяне)	59 182	0,67	82 238	0,95	124 425	1,20	3,42
Зап. христиане	10 218	0,12	9 398	0,11	11 134	0,11	0,07
Все христиане	8 389 387	95,41	8 224 437	95,25	9 405 698	90,59	82,45
Мусульмане	229 709	2,61	256 532	2,97	380 680	3,67	15,87
Отношение христ./мусульм.	37 : 1		32 : 1		25 : 1		5 : 1

В результате изменения популяционной структуры следует ожидать динамики в последующих поколениях частот некоторых генных маркеров, аллельный состав и частоты которых имеют выраженную этнорегиональную специфику. Вследствие асимметричного выбора национальности потомками от смешанных браков такая динамика прогнозируется не только для городской популяции в целом, но и для отдельных этнических групп. В том случае, если поток генов более интенсивен по мужской линии (что характерно для русских москвичей), с наибольшей скоростью будут изменяться частоты генов, локализованных в Y-хромосоме, а с наименьшей скоростью – митохондриальный геном.

Таким образом, городская популяция, как всякий живой организм, чутко реагирует на изменения окружающей среды, причем в настоящее время приоритетными являются изменения социально-экономических условий и социально-психологического климата (Гундаров, 2001).

Представленный в данной работе анализ генетико-демографических процессов в городском населении выявил их несоответствие обоим критериям нормальности, предложенным Ю.П. Алтуховым (1989, 2003) – генофонд коренных горожан не воспроизводится стабильно в последующих поколениях, а внутривнутрипопуляционное генетическое разнообразие растет за счет совокупного действия ряда факторов популяционной динамики (давления миграции, ослабления внутригруппового отбора, наличия межгруппового отбора, увеличения темпов мутационного процесса). Это делает актуальной разработку мер *генетической безопасности* (под этим термином понимается состояние защищенности генофонда популяции от неблагоприятного воздействия комплекса

экологических и социальных факторов) (Курбатова, 1998, 2001, 2005, 2012). К числу мер, способных обеспечить воспроизводство здорового генофонда и сохранение оптимального уровня генетического разнообразия, относятся не только контроль мутагенов окружающей среды и меры генетической безопасности биотехнологий, но и меры по совершенствованию демографической политики (оптимизация миграционных процессов, сдерживание эмиграции наиболее квалифицированных кадров, дифференцированное стимулирование рождаемости, бесплатная высокотехнологичная медицинская помощь бесплодным парам, желающим иметь детей, развитие медико-генетического консультирования), контроль новых эколого-генетических факторов, в том числе – продуктов питания и лекарственных средств; проведение генетического мониторинга популяций (Курбатова, 2005, 2012; Курбатова, Победоносцева, 2012).

Результаты данного исследования могут быть положены в основу решения ряда актуальных научно-практических задач, в первую очередь, – создания генетических баз данных для населения мегаполисов с использованием как классических, так и ДНК-маркеров в целях медицинской генетики, профилактической и судебной медицины, а также в целях прогнозирования тенденций динамики генофондов. При формировании генетических баз данных (референтных выборок) или популяционных выборок для исследований типа «case – control» необходимо учитывать, что население мегаполиса представляет собой популяцию смешанного происхождения в этническом, антропологическом и генетическом аспектах, в которой генофонд представителей «основной» (наиболее многочисленной в городе) национальности как губка впитывает генетическую информацию других этнорегиональных групп, благодаря центростремительной миграции и широкому распространению межэтнических браков. Не следует также игнорировать возможное наличие фактора неоднородности расселения этнорегиональных и социально-профессиональных групп населения по городской территории.

Прогнозирование дальнейших тенденций динамики генофонда городского населения под воздействием этнодемографических процессов важно не только с позиций фундаментальной науки, но и в отношении маркеров, значимых для медицинской генетики, профилактической и судебной медицины (спектр и частоты наследственной патологии, гены, ассоциированные с устойчивостью к социально-значимым заболеваниям, маркеры ДНК-идентификации). В методологическом плане наиболее важным представляется вывод о том, что исследование городской популяции методами *демографической генетики* должно предшествовать этапу формирования выборки для анализа генетических маркеров.

ВЫВОДЫ

1. Впервые определена динамика генетических параметров миграции в московской популяции за последнее столетие на основе анализа данных миграционной статистики, материалов ЗАГС и церковно-приходских книг, а также выборочного анкетирования горожан. Показано, что в начале XXI в. коэффициент брачной миграции (m) в Москве в полтора раза ниже, чем в начале XX в., при этом значительно увеличились миграционные расстояния и разнообразие этнического состава мигрантов. При современном значении $m=0,5$ генофонд популяции за 6 поколений практически полностью обновляется, и в итоге представляет собой изменяющуюся во времени выборку генов из генофондов множества этнотерриториальных групп.
2. Разработана методология прогнозирования динамики генофонда городской популяции под воздействием миграции на основе данных об этнотерриториальном составе мигрантов и распределении частот аллелей в соответствующих этнических группах. Для ряда локусов, изменчивость которых имеет выраженную этническую специфику (*ABO*, *RH*D*, *ACPI*, *GC*, *GD*, *CCR5*), рассчитан прогноз динамики частот аллелей в поколениях жителей Москвы. Показано, что гендерные различия в миграционной активности обуславливают неодинаковую скорость изменения частот генов разной локализации (аутосомных, сцепленных с полом и митохондриальных). Показано, что давление миграции может быть причиной изменения спектра наследственной патологии и частот отдельных заболеваний, в частности увеличения частоты гемоглобинопатий.
3. На основе анализа структуры браков показано, что население мегаполиса не соответствует модели «большой панмиксной популяции». Установлены и проанализированы основные факторы стратификации генофонда: а) неоднородность расселения на городской территории представителей различных этноконфессиональных и социально-профессиональных групп, б) положительная брачная ассортативность, обусловленная стремлением заключать браки по принципу «подобное с подобным». Консолидация населения по этнотерриториальному признаку способствует поддержанию численности и сохранению генофонда малой этнодисперсной группы в мегаполисе, облегчает адаптацию мигрантов в новой этнокультурной среде, но в то же время приводит к эффектам, аналогичным инбридингу.
4. Выявлена динамика показателей брачной ассортативности по этнодемографическим признакам (возраст, место рождения, национальность, профессия, уровень образования) в московской популяции за 100 лет. Показано, что к XXI в. показатели брачной

ассортативности по признакам «национальность» и «место рождения» снизились для большинства этноконфессиональных групп населения, в первую очередь – для русских; в настоящее время предпочтение внутриэтнических и гомолокальных браков характерно лишь для недавно обосновавшихся в мегаполисе малочисленных диаспор, что свидетельствует о наличии в популяции этнокультурных барьеров, приводящих к репродуктивной и генетической изоляции.

5. Анализ динамики доли межэтнических браков и брачных расстояний демонстрирует увеличение масштабов аутбридинга в московском мегаполисе. Вследствие гендерной асимметрии структуры браков (в межэтнические браки в основном вступают русские женщины) и предпочтительного выбора русской национальности потомками от смешанных браков, процессы аутбридинга по-разному влияют на уровень генетического разнообразия и размеры самого многочисленного этноса – русских и малочисленных этнических групп. Поток генов пополняет генофонд русских москвичей и более интенсивен по мужской линии, что предопределяет наибольшую скорость динамики для Y-хромосомных маркеров и наименьшую – для митохондриального генома.

6. Обоснованы принципы создания генетических баз данных для населения мегаполисов с учетом доминирующей роли миграции в формировании их генофондов, полиэтнического состава, широкого распространения межэтнических браков, неоднородности расселения этнических групп на городской территории, динамики возрастного состава и других факторов. Показано, что в изученных мегаполисах (Москва, Харьков и Минск) доля «коренных жителей», не имеющих в трех предшествующих поколениях предков другой национальности и мигрантов, крайне мала (от 2 до 5 %), что предопределяет целесообразность формирования в каждом мегаполисе референтных выборок для наиболее многочисленных этнических групп на основе самоидентификации с учетом их смешанного происхождения.

7. С использованием индексов Кроу охарактеризована временная динамика параметров естественного отбора в городском населении в сравнении с популяциями других типов. Показано, что максимальные (из всех известных) значения интенсивности отбора наблюдались не в популяциях охотников и собирателей, а в городских популяциях, находившихся на ранних этапах индустриализации, где высокая смертность была обусловлена социальными факторами, способствующими распространению эпидемий. В этот период обе компоненты отбора – дифференциальная дорепродуктивная смертность I_m и дифференциальная плодовитость I_f вносили равный вклад в общую величину отбора (I_{tot}).

8. Показано, что компонента отбора I_m в городских популяциях России на протяжении жизни последних 4-х поколений снизилась на порядок, в Москве — в 50 раз, в основном за счет снижения детской смертности, благодаря успехам здравоохранения и социального прогресса; компонента I_f уменьшилась в 2 раза вследствие распространения практики планирования семьи. В современных городских популяциях России отбор осуществляется в основном за счет дифференциальной плодовитости (вклад I_m менее 10%). Сохраняет значение отбор на пренатальных стадиях онтогенеза.

9. Важным предсказуемым следствием снижения интенсивности отбора является рост генетического груза популяции. В условиях релаксации естественного отбора особенно актуальным становится развитие предиктивной медицины и широкое внедрение методов медико-генетического консультирования, в частности, пренатальной диагностики наследственных дефектов.

10. Для популяций с полиэтничным составом населения продемонстрирована важная роль межгруппового отбора, связанного с межэтническими различиями в темпах естественного прироста. Показано, что в масштабах СССР на протяжении всего XX в. интенсивность межгруппового отбора (I_f'), в отличие от внутригруппового, возрастала, и в городских популяциях была выше, чем в сельских. В масштабах России величина I_f' значительно меньше, однако межэтническая дифференциация показателей рождаемости сохраняется как в целом в стране, так и в отдельных ее мегаполисах.

11. Разработанные в данном исследовании подходы и методы *демографической генетики* создают методологическую основу для прогнозирования динамики генофонда населения мегаполиса в поколениях, основываясь на дифференциальном миграционном и естественном приросте этнических групп и особенностях брачной структуры народонаселения.

12. Представленный анализ генетико-демографических процессов в мегаполисе выявил их несоответствие двум критериям нормальности: отсутствует стабильное воспроизводство генофонда в поколениях и не соблюдается принцип сохранения оптимального уровня генетического разнообразия. Такой процесс может быть назван дезадаптивным, что делает актуальным разработку мер генетической безопасности, направленных на обеспечение воспроизводства здорового генофонда городского населения России, составляющего 3/4 населения страны.

БЛАГОДАРНОСТИ

Я благодарна своим Учителям – профессору Юрию Григорьевичу Рычкову и академику Юрию Петровичу Алтухову. Благодарю директора ИОГен РАН члена-корреспондента РАН Н.К. Янковского за внимание к моей работе.

Я благодарна своей многолетней и верной коллеге и соратнику к.б.н. Елене Юрьевне Победоносцевой, без сотрудничества с которой данный труд был бы невозможен.

Благодарю проф. Л.А. Животовского за ценные консультации, д.б.н. О.П. Балановского за помощь в расчетах, д.б.н. И.Г. Удину за сотрудничество в совместных работах. Выражаю благодарность всем сотрудникам лаборатории популяционной генетики ИОГен РАН, в которой я проработала 40 лет, и ее настоящему заведующему д.б.н. Д.В. Политову за помощь, поддержку и солидарность. Особая благодарность Ю.С. Белоконю за техническую поддержку.

Исследования, положенные в основу данной работы, в разные годы выполнялись благодаря финансовой поддержке ГНТП «Приоритетные направления генетики», Программы правительства Москвы «Наука – Москве», RSS HESP, РФФИ и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Динамика генофондов растений, животных и человека».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абилов С.К. Химические мутагены и генетическая токсикология // Природа, 2012. № 10. С. 39-46.
2. Абилов С.К., Глазер В.М., Асланян М.М. Основы мутагенеза и генотоксикологии. Лекции: учебное пособие. М.; СПб.: Нестор-История, 2012. 148 с.
3. Алексеев В.П. Очерки экологии человека. М.: Наука, 1993. 82 с.
4. Алексеева Т.И. Адаптация человека в различных экологических нишах Земли (биологические аспекты). М.: Изд-во МНЭПУ, 1998. 280 с.
5. Алтухов Ю.П. Генетический мониторинг популяций в связи с состоянием среды//XIV Междунар. генет. конгр.: Пленар. Заседания. Симпозиумы: Тез. докл. М.: Наука, 1978. С. 16 – 17.
6. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003а. 431 с.
7. Алтухов Ю.П. Монолог о генетике // Человек. 2003б. № 6. С. 5-16.
8. Алтухов Ю.П., Дуброва Ю.Е., Икрамов К.М., Кучер А.Н., Курбатова О.Л., Сидельникова В.М., Агаджанова А.А. Популяционно-генетическое изучение дифференциальной плодовитости человека (на примере привычного невынашивания беременности). Сообщение 1. Обоснование подхода и анализ морфофизиологических и демографических признаков // Генетика. 1986. Т.22. N 7. С. 1207 -1212.
9. Алтухов Ю.П., Курбатова О.Л. Проблема адаптивной нормы в популяциях человека // Генетика. 1990. Т.26. № 4. С.583-598.
10. Алтухов Ю.П., Курбатова О.Л., Ботвиньев О.К. и др. Генные маркеры и болезни: генетические, антропометрические и клинические особенности детей, больных острой пневмонией // Генетика. 1981. Т. 17. № 5. С. 920-931.
11. Алтухов Ю.П., Шереметьева В.А., Рычков Ю.Г. Гетерозис как причина акселерации у человека // Доклады РАН. 2000. Т. 370. № 1. С. 130-133.
12. Арутюнян Ю.В. Москвичи: этносоциологическое исследование. М.: Наука, 2007. 271 с.
13. Асанов А.Ю. Популяционная динамика и геногеография бета-талассемии в республиках бывшего СССР. Автореф. дисс. ... уч. ст. д.б.н. М.: МГНЦ РАМН, 1997. 42 с.
14. Атраментова Л.А. Брачная структура харьковской популяции по национальности и месту рождения // Генетика. 1991а. Т. 27. № 4. С. 737-745.
15. Атраментова Л.А. Брачная структура населения г. Харькова в отношении генетически значимых социально-демографических признаков // Генетика. 1991б. Т. 27. № 5.

С. 920-927.

16. Атраментова Л.А., Анцупова В.В. Пространственно-географические характеристики брачной миграции в Луганской популяции // Генетика. 2007. Т. 43. №3. С. 393-399.

17. Атраментова Л.А., Анцупова В.В. Генетико-демографическая структура популяции г. Луганска (Украина): возраст, национальность, образование, профессия // Генетика. 2005. Т.41. № 10. С. 1392-1399.

18. Атраментова Л.А., Мещерякова И.П. Генетико-демографические параметры брачной структуры Евпаторийской популяции // Генетика. 2007. Т.43. № 3, С. 400-408.

19. Атраментова Л.А., Филипцова О.В. Генетико-демографические процессы в городских популяциях Украины в 90-х годах. Брачная структура харьковской популяции // Генетика. 1998. Т. 34. № 8. С. 1120-1126.

20. Атраментова Л.А., Филипцова О.В. Генетико-демографические процессы в городских популяциях Украины в 90-х годах. Брачная структура полтавской популяции // Генетика. 1999. Т. 35. № 12. С. 1699-1705.

21. Атраментова Л.А., Филипцова О.В. Пространственные характеристики брачной миграции в белгородской популяции // Генетика. 2005а. Т.41. №5. С. 686-696.

22. Атраментова Л.А., Филипцова О.В. Генетико-демографическая структура белгородской популяции: возраст, национальность, образование, профессия // Генетика. 2005б. Т.41. №6. С. 823-829.

23. Атраментова Л.А., Мещерякова И.П., Филипцова О.В. Репродуктивные характеристики и индекс Кроу в различных группах населения Евпатории // Генетика. 2013. Т. 49. № 12. С. 1398-1406.

24. Атраментова Л.А., Мухин В.Н., Филипцова О.В. Генетико-демографические процессы в городских популяциях Украины в 90-х годах. Брачная структура донецкой популяции // Генетика. 2000. Т. 36. № 1. С. 93-99.

25. Атраментова Л.А., Федчун Л.Н., Поволоцкий С.А. Дифференциальная плодовитость в харьковской популяции // Генетика. 1993. Т. 29. № 3. С. 520 – 529.

26. Атраментова Л.А., Филипцова О.В., Осипенко С.Ю. Генетико-демографические процессы в городских популяциях Украины в 90-х годах. Этнический состав миграционного потока харьковской популяции // Генетика. 2002а. Т. 38. № 7. С. 972-979.

27. Атраментова Л.А., Филипцова О.В., Осипенко С.Ю. Генетико-демографические процессы в городских популяциях Украины в 90-х годах. Национальность и место рождения мигрантов в полтавской популяции // Генетика. 2002б. Т. 38. № 9. С. 1276-1281.

28. Атраментова Л.А., Филипцова О.В., Мухин В.Н., Осипенко С.Ю. Генетико-

демографические процессы в городских популяциях Украины в 90-х годах. Этногеографические характеристики миграции в донецкой популяции // Генетика. 2002в. Т. 38. № 10. С. 1402-1408.

29. Баранов В.С., ред. Генетический паспорт – основа индивидуальной и предиктивной медицины / Под ред. В.С. Баранова. СПб.: Изд-во Н-Л, 2009. 538 с.

30. Белов С.С., Кеймах В.Р. Национальные диаспоры Москвы. М.: Изд-во «Гласность», 2010. 384 с.

31. Белокреницкий В.Я. Население мира: Что впереди? Геодемография и геополитика будущего века // Независимая газета. НГ - Сценарии. 1999. № 7. С. 5.

32. Богоявленский Д. Этнический состав населения России// Население и общество: Информ. бюл. Центра демографии и экологии человека Ин-та народохоз. прогнозирования РАН. 1999. № 41. С. 1-4.

33. Большакова Л.П., Ревазов А.А. Наследуемость плодовитости в популяциях человека и структура индекса Кроу // Генетика. 1988. Т.24. № 2. С.340-349.

34. Бондарская Г., Дарский Л. Этническая дифференциация рождаемости в СССР // Вестн. статистики. 1988. № 12. С. 16-21.

35. Боринская С.А., Ким А.А., Кальина Н.Р., Ширманов В.И., Кошечкин В.А., Янковский Н.К. Геногеографическое распределение частот аллелей генов метаболизма алкоголя и возможные факторы его формирования //Экологическая генетика, 2011. Т. 96. №3. С. 44-53.

36. Ботвиньев О.К., Курбатова О.Л., Алтухов Ю.П. Популяционно-генетический подход к проблеме неспецифической биологической устойчивости человеческого организма. Сообщ. II. Клиническая характеристика, врожденные аномалии и генетическая структура больных детей с учетом их веса и длины тела при рождении // Генетика. 1980. Т. 16. N.10. С. 1884-1894.

37. Бочков Н.П. Клиническая генетика. М.: Медицина, 1997. 288с.

38. Бочков Н.П., Лазюк Г.И. Вклад генетических факторов в перинатальную патологию и детскую смертность// Вестник АМН СССР. 1991. № 5. С.11-13;

39. Бочков Н.П., Николаева И.В., Тихопой М.В. и др. Брачная ассортативность в населении современного города // Генетика. 1984. Т. 20. № 7. С.1224-1229.

40. Бромлей Ю.В. Очерки теории этноса. М.: Наука, 1983. 412 с.

41. Бунак В.В. Род Номо, его возникновение и последующая эволюция. М.: Наука, 1980. 329 с.

42. Булаева К.Б., Курбатова О.Л., Павлова Т.А., Гусейнов Г.Г., Бодя И.Е., Чарухилова С.М., Акхуев С.Х. Генетико-демографическое исследование горских популяций Дагестана и мигрантов из них на равнину // Генетика. 1995. Т.31. № 9. С. 1300-1307.
43. Васильева Л.И. Динамика генетико-демографической структуры населения Курской области. Миграционные процессы // Генетика. 2002. Т. 38. № 4. С. 546-533.
44. Вендина О. Мигранты в Москве: грозит ли российской столице этническая сегрегация? // Миграционная ситуация в регионах России. Выпуск третий. М.: ФГУП «ПИК ВИНТИ», 2005. 90 с.
45. Вишневский А., Андреев Е. В ближайшие полвека население России может расти только за счет миграции // Население и общество. Информационный бюллетень Центра демографии и экологии человека ИМП РАН. № 54. Июнь 2001.
46. Волков А. Этнически смешанные семьи в СССР: Динамика и состав // Вестн. статистики. 1989. №7. С. 12-22.
47. Ганцкая О.А., Дебец Г.Ф. О графическом изображении результатов статистического обследования межнациональных браков // Сов. этнография. 1966. № 3. С. 109-118.
48. Гинтер Е.К., Ревазов А.А., Петрин А.Н. Влияние урбанизации на груз наследственных болезней в популяциях // Наследственность человека и окружающая среда, вып. 2 / Ред. Ю.П. Алтухов. М.: Наука. 1992. С. 22-35.
49. Демографический ежегодник России. М.: Госкомстат России. 1996-2013.
50. Демографический энциклопедический словарь. М.: Изд-во «Советская энциклопедия». 1985. С. 97-98.
51. Дубинин Н.П., Алтухов Ю.П., Курбатова О.Л., Сусков И.И. Интегральная генетическая характеристика "адаптивной нормы" в популяциях человека // Доклады АН СССР. 1976. Т. 230. № 4. С. 957-960.
52. Дуброва Ю.Е. Адаптивное значение полиморфизма белков в популяциях человека: Научн. докл. ... докт. биол. наук. М.:МГНЦ РАМН, 1992. 45 с.
53. Дуброва Ю.Е., Богатырева Л.В. Изменчивость антропометрических признаков у новорожденных - потомков русско-бурятских браков // Генетика. 1993. Т. 29. № 10. С. 1702-1711.
54. Дуброва Ю.Е., Гаврилец С.Ю. Эпистатическое взаимодействие генов у потомков отдаленных браков, заключенных в пределах русского населения // Доклады АН СССР. 1989. Т. 309. № 1. С. 211-215.

55. Дуброва Ю.Е., Курбатова О.Л., Холод О.Н. Генетические аспекты временной динамики изменчивости морфофизиологических признаков новорожденных и их матерей // Генетика. 1994. Т. 30. N 1. С. 119-125.
56. Дуброва Ю.Е., Шенин В.А. Генетические факторы адаптации русского населения западного участка байкало-амурской магистрали // Наследственность человека и окружающая среда, вып. 2 / Ред. Ю.П.Алтухов. М.: Наука. 1992. С. 55-67.
57. Дурнев А.Д., Жанатаев А.К., Шредер О.В., Середенина В.С. Генотоксические поражения и болезни // Молекулярная медицина. 2013. №3. С. 3-19.
58. Евсюков А.Н. Отбор по аномалиям цветового зрения в некоторых группах населения Евразии // Генетика. 2014. Т. 50. №1. С. 79-90.
59. Евсюков А.Н., Жукова О.В., Папков В.Е., Сигнеев В.И., Шереметьева В.А., Шнейдер Ю.В., Рычков Ю.Г. География генетических процессов в народонаселении: генные миграции в Северной Евразии (Европейский регион)// Генетика. 1997. Т. 33. № 11. С. 1539-1550.
60. Евсюков А.Н., Жукова О.В., Рычков Ю.Г. География генетических процессов в народонаселении: генные миграции в Северной Евразии (Среднеазиатский регион)// Генетика. 1999. Т. 35. № 1. С. 83-94.
61. Евсюков А.Н., Жукова О.В., Рычков Ю.Г., Шереметьева В.А. География генетических процессов в народонаселении: генные миграции в Сибири и на Дальнем Востоке// Генетика. 2000. Т. 36. № 2. С. 271-282.
62. Евсюков А.Н., Жукова О.В. Скорость миграций по данным Переписи населения России 2002 года // Генетика. 2012. Т. 48. № 6. С. 737-749.
63. Ельчинова Г.И., Хидиятова И.М., Тереховская И.Г., Хуснутдинова Э.К., Зинченко Р.А. Индекс эндогамии и его изменение во времени в некоторых популяциях Волго-Уральского региона // Генетика, 2007. Т. 43. №8. С. 1146-1148.
64. Ельчинова Г.И., Эльканова Л.А., Васильева Т.А., Зинченко Р.А. Медико-генетическое изучение населения Татарстана. Сообщение 4. Гаметный индекс // Медицинская генетика. 2013. Т. 12. №1. С. 46 - 49.
65. Еремина Е.Р., Кучер А.Н. Популяционно-демографическая структура города Улан-Удэ: национальный состав, возраст вступления в брак //Генетика. 2010. Т. 46, №2. С. 249-254.
66. Животовский Л.А. Интеграция полигенных систем в популяциях. М.: Наука, 1984. 183 с.
67. Животовский Л.А., Хуснутдинова Э.К. Референтная популяция и судебно-медицинская ДНК-экспертиза: меж- и внутриэтнические различия по ДНК-маркерам и

оценка вероятности идентификации // Медицинская генетика. 2003. Т. 2. № 5. С. 201-206.

68. Жирнова Г.В. Брак и свадьба русских горожан в прошлом и настоящем. М.: Наука, 1980. 150 с.

69. Жомова В.К. Материалы по изучению круга брачных связей в русском населении // Вопр. антропологии. 1965. Вып. 21. С. 111-114.

70. Зинченко Р.А., Ельчинова Г.И., Руденская Г.Е., Галкина В.А., Ларина Т.Ю., Козлова С.И., Ижевский П.В., Гинтер Е.К. Комплексное популяционно- и медико-генетическое исследование населения двух районов Тверской области // Генетика. 2004. Т. 40. № 5. С. 667-676.

71. Иванов В.П., Чурносков М.И., Кириленко А.И. Брачная структура г. Курска // Генетика. 1996. Т. 32. № 3 С. 440-444.

72. Икрамов К.М., Дуброва Ю.Е., Алтухов Ю.П., Подогаев А.В. Популяционно-генетическое изучение дифференциальной плодовитости человека (на примере привычного невынашивания беременности). 2. Распределение генотипов и уровни гетерозиготности по совокупности биохимических маркеров генов // Генетика. 1986. Т. 22. № 8. С. 2192-2201.

73. Ингель Ф.И., Ревазова Ю.А. Модификация эмоциональным стрессом мутагенных эффектов ксенобиотиков у животных и человека // Исследования по генетике. Вып. 12. СПб. 1999. С. 86-103.

74. Итоги Всесоюзной переписи населения 1989 г. по г. Москве: Национальный состав населения. М.: Госкомстат РСФСР, Мосгорстат, 1991. 96 с.

75. Итоги Всероссийской переписи населения 2002 г. Т. 4. Кн. 1. Национальный состав и владение языками, гражданство. М.: ИИЦ «Статистика России», 2004. 946 с.

76. Итоги Всероссийской переписи населения 2002 г. Т. 10. Продолжительность проживания населения в месте постоянного жительства. М.: ИИЦ «Статистика России», 2005. 382 с.

77. Итоги Всероссийской переписи населения 2002 г. Т. 12. Рождаемость. М.: ИИЦ «Статистика России», 2005. 875 с.

78. Кабузан В.М. Народы России в XVIII веке: Численность и этнический состав. М.: Наука, 1990. 256 с.

79. Казаченко Б.Н. Краткий словарь забытых и вышедших из употребления русских терминов родства, свойства и сватовства // Алгебра родства. Вып. 4. СПб., 1999. С. 237-263.

80. Калабушкин Б.А., Прохоровская В.Д., Хильчевская Р.И., Алтухов Ю.П. Миграция как фактор генетической неоднородности населения больших городов // Генетика. 1982. Т. 18. № 4. С. 833-838.

81. Кобищанов Ю.М. Мусульмане России, коренные российские мусульмане и русские-мусульмане // Мусульмане изменяющейся России. М.: РОССПЭН, 2002. С. 61 – 110.
82. Козлов А.И. Экология питания: курс лекций. М.: МНЭПУ, 2002. 184 с.
83. Кольцов Н.К. Влияние культуры на отбор в человечестве // Русский евгенический журнал. 1924. Т. 2. Вып. 1. С. 3-19.
84. Кривенцова Н.В., Ельчинова Г.И., Амелина С.С., Зинченко Р.А. Репродуктивная характеристика населения Ростовской области // Медицинская генетика. 2003. Т.2. № 8. С. 380 - 385.
85. Кривенцова Н.В., Ельчинова Г.И., Амелина С.С., Зинченко Р.А. Брачно-миграционная характеристика населения Ростовской области // Генетика, 2005. Т. 41. №7. С. 981-985.
86. Курбатова О.Л. Опыт генодемографического исследования больших панмиксных популяций. Генетическая структура двух последовательных поколений жителей Москвы // Вопр. антропологии. 1975. Вып. 50. С. 30-45.
87. Курбатова О.Л. Генетические процессы в городском населении (опыт генодемографического исследования популяции г. Москвы). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 1977. 22 с.
88. Курбатова О.Л. Генетико-демографический анализ межэтнических различий репродуктивного поведения //Труды IV Всес. школы-семинара "Демографическая политика и программа развития народонаселения в условиях суверенитета республик /Ред. Дж. Байрамов, Р.В. Татевосов. Ашхабад: Общество "Знание" Туркменистана, 1991. 22 с.
89. Курбатова О.Л. Выявление адаптивного значения полиморфизма групп крови человека путем анализа совокупности локусов. Уровни гетерозиготности и разнообразие фенотипов в двух поколениях // Генетика. 1996. Т. 32. № 7. С. 996-1006.
90. Курбатова О.Л. Этнодемографические процессы и экологическая ситуация в Москве в свете проблемы генетической безопасности населения // Безопасность России. Т. Безопасность и устойчивое развитие крупных городов. М.: МГФ "Знание", 1998. С. 311-335.
91. Курбатова О.Л. Эколого-генетические аспекты миграции // "Экология человека: от прошлого к будущему". Доклады Всерос. научн. конф. «Научные труды МНЭПУ» Вып.1. Серия: «Экология» / Сост. Р.В. Татевосов. М.: Изд-во МНЭПУ, 2001. С. 44-61.
92. Курбатова О.Л. Концепция адаптивной нормы и ее значение для антропогенетики // Горизонты антропологии. Труды Межд. научн. конф. памяти акад. В.П. Алексеева. М.: Наука. 2003. С. 464-474.
93. Курбатова О.Л. Концепция генетической безопасности//Проблемы генетической безопасности: научные инновации и их интерпретация. Вторая межд. школа-семинар. 18-20

февраля 2004, Москва. Под ред. М. Соколовой, С. Эванса, В. Микояна (перевод), Д. Пополова, А. Барановой. М.: DDEC Studio, 2005. С. 16-18.

94. Курбатова О.Л. Концепция генетической безопасности для современной России // Труды XX Международной конференции и дискуссионного научного клуба «Новые информационные технологии в медицине, биологии, фармакологии и экологии» Украина, Крым, Ялта-Гурзуф, – 5 -15 июня 2012 г. М., 2012. Т.1. С. 33 -35.

95. Курбатова О.Л., Ботвиньев О.К., Дещкина М.Ф., Торбьяк И.Т., Алтухов Ю.П. Неспецифическая устойчивость организма и предрасположенность к заболеванию острым лейкозом у детей // Генетика. 1982. Т.18. N 7. С. 1173-1182.

96. Курбатова О.Л., Васильев Ю.А., Прудникова А.С., Победоносцева Е.Ю., Учаева В.С., Верапатвелян А.Ф., Удина И.Г. Изменчивость морфофизиологических и генетико-демографических признаков в группе детей с врожденными расщелинами губы и неба // Генетика. 2011. Т. 47, № 11. С. 1514 – 1522.

97. Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю. Роль миграционных процессов в формировании брачной структуры московской популяции. Сообщение 2. Брачная ассортативность в отношении возраста, мест рождения и национальности супругов // Генетика. 1988а. Т. 24. № 9. С. 1679-1688.

98. Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю. Роль миграционных процессов в формировании брачной структуры московской популяции. Сообщение 3. Брачная ассортативность как фактор, противодействующий аутбридингу // Генетика. 1988 б. Т. 24. № 9. С. 1689-1695.

99. Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю. Генетико-демографические процессы при урбанизации: миграция, аутбридинг и брачная ассортативность // Наследственность человека и окружающая среда, вып. 2 / Ред. Ю.П. Алтухов. М.: Наука, 1992. С. 7-22.

100. Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю. Генетико-демографические процессы в многонациональной популяции // Успехи совр. генетики. 1996. Вып. 20. С. 38-61.

101. Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю. Урбанизированные популяции // Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях. Гл. 5.2. / Ред. Ю.П. Алтухов. М.: Наука, 2004. С. 433-516.

102. Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю. Городские популяции: возможности генетической демографии (миграция, подразделенность, аутбридинг) // Вестник ВОГиС, 2006. Т. 10. № 1. С.155-188.

103. Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю. Временная динамика показателей естественного воспроизводства и параметров отбора в этнических группах России // Вестник новых медицинских технологий. 2009. Т. XVI, № 1. Материалы XVII Международной

конференции и дискуссионного научного клуба «Новые информационные технологии в медицине, биологии, фармакологии и экологии» Украина, Крым, Ялта-Гурзуф, 31 мая – 9 июня 2009 г. М., 2009. С. 31 – 33.

104. Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю. Концепции популяционной генетики Ю.П. Алтухова и демографические проблемы современной России // Проблемы популяционной и общей генетики: Материалы Международной конференции, посвященной памятной дате — 75-летию со дня рождения академика Ю.П. Алтухова (Москва, 14–18 ноября 2011 г.) / под ред. Д.В. Политова, Е.А. Мудрик, М.М. Белоконь, Ю.С. Белоконя. М.; СПб.: Нестор-История, 2012. (328 с.). С.230-243.

105. Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю., Гургенова Ф.Р., Булаева К.Б. Изменчивость параметров естественного воспроизводства и индекса Кроу в этнических группах Республики Дагестан// Генетика. 2012. Т. 48. №10. С. 1221-1227.

106. Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю., Имашева А.Г. Роль миграционных процессов в формировании брачной структуры московской популяции. Сообщение 1. Возраст, место рождения и национальность вступающих в брак // Генетика. 1984. Т. 20. № 3. С. 501-511.

107. Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю., Привалова В.А. Демографическая генетика мегапопуляций: изменчивость параметров отбора // Человек в природной и культурной среде. Труды Третьих антропологических чтений к 75-летию со дня рождения академика В.П. Алексеева. М.: Наука, 2007. С. 277-288.

108. Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю., Прохоровская В.Д., Холод О.Н., Евсюков А.Н., Богомолов В.В., Воронков Ю.И., Филатова Л.М., Ларина О.Н., Сидоренко Л.А., Моргун В.В., Каспранский Р.Р., Алтухов Ю.П. Популяционно-генетическое исследование группы космонавтов и испытателей. Генетико-демографические показатели и иммуногенетические маркеры // Генетика. 2006. Т. 42. № 10. С. 1415-1425.

109. Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю., Прудникова А.С., Веремейчик В.М., Атраментова Л.А., Цыбовский И.С., Удина И.Г. Особенности генетико-демографических процессов в населении трех мегаполисов в связи с проблемой создания генетических баз данных. Генетика, 2013. Т. 49. № 4. С. 513-522.

110. Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю., Свежинский Е.А. Генетико-демографические процессы в московской популяции в середине 1990-х годов. Миграция и эмиграция как факторы изменения генетического разнообразия популяции // Генетика. 1997. Т. 33. № 12. С. 1688-1997.

111. Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю., Свежинский Е.А. Влияние этноконфессиональных факторов на динамику генофонда населения Москвы // Мусульмане

изменяющейся России. М.: Российская политическая энциклопедия (РОССПЭН), 2002. С. 142-172.

112. Курбатова О.Л., Рычков Ю.Г. Важнейшие особенности генетического процесса в населении большого города // Тез. докл. 14-го Межд. генет. конгр. Ч. 2. М.: Наука. 1978. С. 339.

113. Курбатова О.Л., Свежинский Е.А., Победоносцева Е.Ю., Асанов А.Ю. Прогноз временной динамики частот генов в населении России под воздействием притока мигрантов // Тез. 2-го (4-го) Российского съезда медицинских генетиков. Курск. 2000. С. 62-64.

114. Кучер А.Н., Иванова О.Ф., Пузырев В.П., Цимбалюк И.В., Троценко Б.А. Генетико-демографическая характеристика современного сибирского города (на примере г. Томска) // Генетика. 1994. Т. 30. №2. С. 276-281.

115. Кучер А.Н., Курбатова О.Л. Популяционно-генетическое исследование дифференциальной плодовитости в городском населении // Генетика. 1986. Т. 22. № 2. С. 304.

116. Лавряшина М.Б., Ульянова М.В. Генетико-демографические процессы в населении Кузбасса: динамика этнической и возрастной брачной ассортативности в населении г. Белово // Генетика. 2005. Т. 41. №7. С. 938-942.

117. Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978. 555 с.

118. Лимборская С.А., Хуснутдинова Э.К., Балановская Е.В. Этногеомика и геногеография народов Восточной Европы. М.: Наука, 2002. 261 с.

119. Миграционная ситуация в Москве и основные направления работы миграционных служб г. Москвы. Аналитическая справка. М., 1997. 13 с.

120. Мурзабаева С.Ш., Зинченко Р.А., Гринберг Я.И., Галкина В.А., Хлебникова О.В., Дадали Е.Л., Федотов В.П., Ельчинова Г.И., Тереховская И.Г., Хидиятова И.М., Хуснутдинова Э.К., Гинтер Е.К. Генетико-эпидемиологическое изучение населения Республики Башкортостан. Влияние генетической структуры популяций на уровень груза моногенных наследственных болезней // Генетика, 2009. Т. 45. №4. С. 546-554.

121. Население СССР 1988: Статистический ежегодник. М.: Финансы и статистика, 1989. 704 с.

122. Население России. 1999. Седьмой ежегодный демографический доклад / Под ред. А.Г. Вишневого. М.: Книжный дом «Университет», 2000. 156 с.

123. Некрасова Е.П. Популяционно-генетическая структура городской популяции Туркменистана и распространенность в ней моногенной наследственной патологии: Автореф. дис. ... канд. мед. наук. М., 1992. 24 с.

124. Остапенко Л.В., Субботина И.А. Москва многонациональная. Старожилы и мигранты: вместе или рядом? / Отв. ред. М.Ю. Мартынова. М.: РУДН, 2007. 353 с.

125. Перевозчиков И.В. Антропология смешанных групп населения. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 1994. 48 с.
126. Петрин А.Н. Наследственные болезни в популяциях с различной генетической структурой. Автореф. дис. ... докт. мед. наук. Москва. 1992. 37 с.
127. Плохинский Н.А. Биометрия. М.: МГУ, 1970. 365 с.
128. Победоносцева Е.Ю., Свежинский Е.А., Курбатова О.Л. Генетико-демографические процессы в московской популяции в середине 1990-х годов. Анализ этногеографических параметров миграции: изоляция расстоянием // Генетика. 1998. Т. 34. № 3. С. 423-430.
129. Послание Президента Федеральному Собранию РФ. Май 2006. <http://www.rg.ru/2006/05/11/poslanie-dok.html>
130. Прохоров Б.Б. Здоровье населения России в XX веке. М.: Изд-во МНЭПУ, 2001. 276 с.
131. Пузырев В.П., Степанов В.А. Патологическая анатомия генома человека. Новосибирск: Наука. Сиб. предприятие РАН, 1997. 224 с.
132. Пузырев В.П., Эрдыниева Л.С., Кучер А.Н., Назаренко Л.П. Генетико-эпидемиологическое исследование населения Тувы / Томск: РАМН, 1999. 256 с.
133. Путин В.В. Россия: Национальный вопрос // Газета «СтоЛИЧНОСТЬ». №1 (10). Январь 2012 г.
134. Рашин А.Г. Население России за 100 лет (1811-1913 гг.). Статистические очерки. М.: Госстатиздат, 1956. 352 с.
135. Рычков Ю.Г. Сравнительное изучение генетического процесса в урбанизированной и изолированных популяциях // Вопр. антропологии. 1979. Вып. 63. С. 3-21.
136. Рычков Ю.Г. Генетика демографических процессов в народонаселении // Вопр. антропологии. 1982. Вып. 70. С. 3-12.
137. Рычков Ю.Г. Генетика человека (демографические аспекты) // Демографический энциклопедический словарь. М.: Изд-во «Советская энциклопедия», 1985. С. 84-87.
138. Рычков Ю.Г., Балановская Е.В. Концепция эколого-генетического мониторинга населения России // Успехи современной генетики. Вып. 20. М.: Наука, 1996. С. 3-37.
139. Рычков Ю.Г., Жукова О.В., Шереметьева В.А. и др. Генофонд и геногеография народонаселения. Том 1. Генофонд населения России и сопредельных стран. СПб.: Наука, 2000. 611 с.
140. Салюкова О.А. Наследственные болезни и факторы в сельских районах и малых городах Томской области. Автореф. дис. ... кандидата мед. наук. Москва. 1993. 25 с.

141. Салюкова О.А., Назаренко Л.П., Пузырев В.П., Салюков В.Б. Генетико-демографическая характеристика сельских районов и малых городов Томской области // Генетика. 1997. Т. 33. № 7. С. 1005-1011.
142. Салюкова О.А., Назаренко Л.П., Салюков В.Б. Динамика структуры браков по национальности и местам рождения супругов в современной урбанизированной сибирской популяции (на примере города Томска) // Генетика. 1998. Т.34. № 9. С.1293-1297.
143. Свежинский Е.А., Курбатова О.Л. Опыт исторической реконструкции генетико-демографической структуры московской популяции на рубеже XIX и XX веков // Генетика. 1999. Т. 35. № 8. С. 1149-1159.
144. Свежинский Е.А., Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю. Дифференциальный вклад мужчин и женщин разных национальностей в генофонд московской популяции // Мужчина и женщина в современном мире: меняющиеся роли и образы. Т. 2 (Труды III Межд. конф. по гендерным исследованиям). М.: Ин-т этнологии и антропологии РАН, 1999. С. 150-161.
145. Святова Г.С., Куандыков Е.У., Чулкина М.П. Генетико-демографическая характеристика популяции большого многонационального города: (на примере Алма-Аты) // Генетика. 1988. Т. 24. № 7. С. 1269-1275.
146. Сладкова С.В., Ревазов А.А., Голубцов В.И., Кадошникова М.Ю. Анализ структуры городских и сельских популяций центральной части Краснодарского края // Генетика. 1990. Т. 26. №11. С. 2070-2075.
147. Соколовский С.В. Основы анализа популяционной подразделенности (к критике методов и источников) // Этнологические исследования. М., 2004. С. 61 - 91.
148. Соловечук Л.Л. Генетические аспекты адаптации человека к экстремальным условиям среды // Наследственность человека и окружающая среда, вып. 2 /Ред. Ю.П. Алтухов. М.: Наука, 1992. С. 35-54.
149. Спицын В.А. Биохимический полиморфизм человека. М.: МГУ, 1985. 214 с.
150. Спицын В.А. Экологическая генетика человека. М.: Наука, 2008. 503 с.
151. Спицын В.А., Агапова Р.К., Спицына Н.Х. Особенности действия максимально возможного потенциального отбора в мировом народонаселении. Новые данные о структуре отбора в СНГ//Генетика. 1994. Т. 30. №1, с. 115-118.
152. Спицына Н.Х. Демографический переход в России: антропогенетический анализ. М.: Наука, 2006. 212 с.
153. Спицына Н.Х. Проблемы исторической генетики. М.: РАН. 1993. 236 с.
154. Сусоколов А.А. Межнациональные браки в СССР. М.: Мысль, 1987. 144 с.
155. Таблицы смертности и ожидаемой продолжительности жизни населения. М.: Госкомитет СССР по статистике. 1989. 302 с.

156. Тимаков В.В., Курбатова О.Л. Значение индексов потенциального отбора для населения СССР // Генетика. 1991. Т. 27, №5. С. 928-937.
157. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 335 с.
158. Тураева Ш.М., Некрасова Е.П., Ревазов А.А., Кадышева Е.К. Популяционно-генетическая структура населения г. Ашхабада Туркменской ССР // Генетика. 1991. Т. 27. №8. С. 1451 – 1459.
159. Удина И.Г., Васильев Ю.А., Учаева В.С., Текуцкая Е.Е., Победоносцева Е.Ю., Прудникова А.С., Быкова Н.И., Брешенко Е.Е., Верапатвелян А.Ф., Курбатова О.Л. Применение генетико-демографических подходов к оценке риска рождения детей с расщелинами губы и неба в Краснодарском крае // Наука Кубани. 2011. №3. С. 35-43.
160. Удина И.Г., Васильев Ю.А., Учаева В.С., Победоносцева Е.Ю., Прудникова А.С., Гуленко О.В., Курбатова О.Л. Популяционно-генетическое исследование изменчивости антропометрических и демографических признаков у детей с врожденными расщелинами губы и неба в Краснодарском крае // Проблемы популяционной и общей генетики: Материалы Международной конференции, посвященной памятной дате — 75-летию со дня рождения академика Ю.П. Алтухова (Москва, 14–18 ноября 2011 г.) / под ред. Д.В. Политова, Е.А. Мудрик, М.М. Белоконь, Ю.С. Белоконя. М.; СПб.: Нестор-История, 2012. (328 с.). С.250-259.
161. Фогель Ф., Мотульски А. Генетика человека. Т. 3. М.: Мир, 1990. 366 с.
162. Чуйко Л.В. Браки и разводы. М.: Статистика, 1975. 176 с.
163. Шевченко В.А. Эволюция представлений о генетической опасности ионизирующих излучений для человека // Радиационная биология. Радиозэкология, 2001. Т.41. №5. С. 615-620;
164. Шурхал А.В. Изучение структуры репродуктивной части населения большого города по совокупности биохимических маркеров генов. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: ИОГен РАН, 1982. 20 с.
165. Эфроимсон В.П. Гениальность и генетика. М.: Русский мир, 1998. 544 с.
166. Юхнева Н.В. Этнический состав и этносоциальная структура населения Петербурга. Л.: Наука, 1984. 223 с.
167. Barrai I., Fraccaro M. Intensities of selection in nomadic and settled Lapps // Folia Hereditary Pathology (Milano), 1964. № 14. P. 1-6.
168. Bittles A.H. Consanguineous Marriage: Current Global Incidence and its Relevance to Demographic Research / Research Report. No 90-186. Population Studies Center. University of Michigan, 1990. 11 p.

169. Bodmer W.F., Cavalli-Sforza L.L. Genetics, evolution and man. San Francisco: Freeman, 1976. 782 p.
170. Cavalli-Sforza L.L., Bodmer W.F. The Genetics of Human Populations. San Francisco: Freeman and Co, 1971. 959 p.
171. Coleman D. Ethnic intermarriage // Minority populations. Proc. of the 27th annual symposium of the Galton Institute /eds. A.H. Bittles and D.F. Roberts. London: McMillan. 1992. P. 208-240.
172. Crawford M.H., Goldstein E. Demography and evolution of an urban ethnic community: Polish Hill, Pittsburgh// Am. J. Phys. Anthropol. 1975. Vol. 43. №1. P. 133-140.
173. Crow J.F. Some possibilities for measuring selection intensities in man. Hum. Biol., 1958. V. 30. P. 1-13.
174. Darsky L. Scherbov S. Parity-progression fertility tables for the nationalities of the USSR. Luxemburg, 1990. 26 p. (Working pap. of the Intern. Inst. for Appl. Systems analysis; WP-90-53).
175. Dubrova Yu.E., Kurbatova O.L., Kholod O.N., Prokhorovskaya V.D. Secular growth trend in two generations of the Russian population // Human Biology. 1995. V.67. N 5. P. 755-768.
176. Gomila J. Fertility differentials and their significance for human evolution // The role of natural selection in human evolution. /Ed. Salzano F.M. Amsterdam: North-Holand Publ. CO, 1975. P. 173-183.
177. Holzgreve W., Miny P., Tercanli S., Horst J. Health problems of the turkish minority in Germany: experiences with a prenatal β -talassaemia detection programme // Minority Populations. Genetics, Demography and Health / Ed. by A.N. Bittles and D.F. Roberts. London. The Macmillan Press Ltd., 1992. P. 156-171.
178. Jorde L.B., Durbize P. Opportunity for natural selection in the Utah Mormons//Human Biology. 1986. Vol. 58. № 1. P. 97-114.
179. Karn M.N., Penrose L. Birth weight and gestation time in relation to maternal age, parity and infant survival // Ann. Eugenics. 1951. V. 16. P. 147-164.
180. Kurbatova O.L., Pobedonostseva E.Yu. Genetic demography of the Moscow population: migration, outbreeding and assortative mating // Annals of Human Biology. 1991. V. 18. No. 1. P. 31-46.
181. Kurbatova O.L., Pobedonostseva E.Yu.. Assortative mating among minority ethnic groups in Moscow and other large cities of the CIS // Minority Populations. Genetics, Demography and Health / Ed. by A.N. Bittles and D.F. Roberts. London. The Macmillan Press Ltd., 1992. P. 241-256.

182. Kurbatova Olga L., Elena Yu. Pobedonostseva and Vitalina A. Privalova. Strategies of adaptation: Interpopulation selection differentials// J. Physiol. Anthropol. Appl. Human Sci., 2005. V. 24. P. 363-365.
183. Mascie-Taylor C. G. N. Marital distances, age at marriage and husband's social group in a contemporary Cambridge sample // Ann. of Human Biology. 1986. Vol. 13. №15. P. 411-415.
184. Minority Populations. Genetics, Demography and Health / Ed. by A.N. Bittles and D.F. Roberts. London. The Macmillan Press Ltd, 1992. 276 p.
185. Morton N.E. Isolation by distance in human populations // Ann. Hum. Genet. 1977. V. 40. P. 361-365.
186. Morton N.E., Chung C.S., Mi M.P. Genetics of Interracial Crosses in Hawaii. Karger. 1967. 158 p.
187. Neel J.V., Chagnon N.F. The demography of two tribes of primitive, relatively unacculturated American Indians // Proc. Nat. Acad. Sci., 1968. V. 59. № 3. P.680-689.
188. Penrose L.S. Evidence for heterosis in man // Proc. Roy. Soc. Lond. 1955. V. 144B. P. 203-213.
189. Schull W.J., Komatsu I., Nagano H., Yamamoto M., Hirado: temporal trends in inbreeding and fertility//Proc. Nat. Acad. Sci. 1968. Vol. 59. № 3. P. 671-679.
190. Spuhler J.H. Empirical studies on quantitative human genetics // Proc. United Nations/World Health Organization Seminar on the Use of Vital and Health Statistics for Genetic and Radiation Studies. 1962. P. 241-252.
191. Spuhler J.H. The scope for natural selection in man // Genetic Selection in Man/ Ed. W.J. Schull. Ann Arbor: University of Michigan Press, 1963. P. 1-111.
192. Spuhler J.N. Assortative mating with respect to physical characteristics // Eugenics Quart. 1968. V. 15. No. 2. P.128-140.
193. Spuhler J.H. Anthropological genetics: an overview //Methods and Theories of Anthropological Genetics/ Eds. M.H. Crawford and P.L. Workman. Albuquerque: University of New Mexico Press, 1973. P. 423-451.
194. Spuhler J.H. The maximum opportunity for natural selection in some human populations // Demographic Anthropology / Ed. E. Zubrow. Albuquerque: University of New Mexico Press, 1976. P.185-226.
195. Susanne C. Assortative mating: Biodemographical structure of human populations // J. Hum. Evol. 1979. V. 8. P. 799-804.
196. Swedlund A., Temkin H., Meindl R. Population studies in the Connecticut Valley: Prospectus // The Demographic Evolution of Human Populations /Eds. R.H. Ward and K.M. Weiss/ London, New York, San Francisco: Acad. Press, 1976. P. 75 – 93.

197. Thompson E. Rates of change of world ABO blood group frequencies // Ann. Hum. Genet. 1972. Vol. 35. N 3. P.357-361.
198. Terrenato L., Ulizzi L., San Martin A. The effects of demographic transition on the opportunity for selection: changes during last century in Italy//Ann. Hum. Genet., Lond., 1979. № 42. P. 391-399.
199. Terrenato L., Gravina M.F., Ulizzi L. Natural selection associated with birth weight. 1. Selection intensity and selective deaths from birth to one month of life // Ann. Hum. Genet. 1981. V. 45. P.55-63.
200. Vazquez V., Alonso V., Luna F. Biological fitness and action opportunity of natural selection in an urban population of Cuba: Plaza de la Revolucion, Havana // J. Biosoc. Sci. 2011. P. 1-9.
201. http://www.wikipedia.org/wiki/население_Москва
202. <http://www.demoscope.ru/weekly/2011/0491/perep01.php>
203. [http:// www.gks.ru](http://www.gks.ru) (официальный сайт Росстата)
204. <http://www.perepis-2010.ru> (официальный сайт Всероссийской переписи населения)