

На правах рукописи

КУРБАТОВА Ольга Леонидовна

ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ ГЕНЕТИКА ГОРОДСКОГО НАСЕЛЕНИЯ

03.02.07 – генетика

03.03.02 – антропология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Москва – 2014

Работа выполнена в лаборатории популяционной генетики Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института общей генетики имени Н.И. Вавилова Российской академии наук

**Официальные
оппоненты:**

доктор биологических наук, профессор
ЛИМБОРСКАЯ Светлана Андреевна,
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт молекулярной генетики Российской академии
наук, заведующая отделом, г. Москва

доктор биологических наук, профессор
СПИЦЫН Виктор Алексеевич,
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Медико-генетический научный центр» Российской
академии медицинских наук, заведующий лабораторией, г.
Москва

доктор биологических наук
ПЕРЕВОЗЧИКОВ Илья Васильевич,
НИИ и Музей антропологии им. Д.Н. Анучина
Федерального государственного бюджетного
образовательного учреждения высшего профессионального
образования «Московский государственный университет
имени М.В. Ломоносова», главный научный сотрудник, г.
Москва

**Ведущее
учреждение:**

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
«Научно-исследовательский институт медицинской
генетики» Сибирского отделения Российской академии
медицинских наук, г. Томск

Защита диссертации состоится «__» _____ 2014 г. в _____ часов на заседании диссертационного совета Д 002.214.01 на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН по адресу: 119991, ГСП-1, г. Москва, ул. Губкина, дом 3. Факс: (499) 132-89-62, e-mail: aspirantura@vigg.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Института www.vigg.ru, тел. 8-499-135-14-31.

Автореферат разослан «__» _____ 2014 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Синельщикова Т.А.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Большая часть человечества, начиная с 2009 г., проживает в городах; в России по данным последней переписи (www.perepis-2010.ru) доля городского населения – 74%. Почти пятая часть населения нашей страны проживает в 15 городах-«миллионниках». 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 они непригодны для изучения мегаполисов, растущих за счет огромного притока разноплеменных мигрантов. В теории и практике популяционной генетики и антропологии возникает необходимость «смещения акцентов» на изучение городских популяций. 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).

Степень разработанности темы. Исторически, 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. 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). 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 СССР и РФ, где наряду с сельским населением, были изучены и некоторые города (Гинтер и др., 1992; Ельчинова и др., 2013). Ученики и коллеги Ю.Г. Рычкова, используя материалы переписей населения, выполнили ряд исследований 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), А.Н. Кучер (1994, 2013) и Л.А. Атраментовой (1991, 2013). К настоящему времени многие города стали объектами специальных исследований методами демографической генетики – Ангарск, Томск и города Томской области, Курск и Белгород, Улан-Удэ, города Поволжья, Украины, Алма-Ата, Ашхабад (ссылки на эти работы приведены в соответствующих разделах диссертации). Разные авторы 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, 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 актуальной 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*, которое должно лежать в основе моделей генетического мониторинга. **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 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.

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. Автор в своей диссертации разработал, модифицировал и апробировал ряд новых методов демографической генетики и подходов к изучению популяционной структуры городского населения и динамики его генофонда. 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 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. Разработанная автором модель динамики частот аллелей под давлением центростремительной и этнически дифференцированной миграции 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 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), а также в целях совершенствования Концепции демографической политики РФ.

Результаты исследования используются в спецкурсе «Демографическая генетика», который читается О.Л. Курбатовой на кафедре генетики биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, и 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 недавно обосновавшихся в мегаполисе «новых» малочисленных этнодисперсных групп, 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 интенсивность отбора в городском населении 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 структуры 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; съездах ВОГиС; Межд. научн. конф. памяти академика В.П. Алексеева (Москва, 1994, 2004); Межд. конф. «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); 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 75-летию со дня рождения академика Ю.П. Алтухова (Москва, 2011); Межд. конф., посвященной памяти генетика и антрополога Ю.Г. Рычкова (Москва, 2013).

Декларация личного участия автора. Основной творческий вклад в исследование принадлежит О.Л. Курбатовой. Ею выполнены первые в России работы по демографической генетике городского населения и заложены основы дальнейшего развития этого направления популяционной генетики человека. О.Л. Курбатова является инициатором, руководителем и исполнителем всех разделов работы. Суммарное личное участие автора составило 85%. Статистический анализ данных проводился с.н.с. к.б.н. Е.Ю. Победоносцевой под руководством О.Л. Курбатовой. Сбор первичных материалов и формирование баз данных проводились сотрудниками руководимой О.Л. Курбатовой группы демографической генетики, студентами-курсниками и дипломниками, имена которых указаны в совместных публикациях. Анкетирование жителей трех мегаполисов проведено с участием И.Г. Удиной, Л.А. Атраментовой, И.С. Цыбовского, В.М. Веремейчик. Подготовка и написание научных статей, тезисов и докладов для научных конференций на основе результатов данного исследования выполнялись лично О.Л. Курбатовой.

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.

Структура диссертации. Диссертация состоит из Введения, пяти глав, Заключение и Выводов. Текст изложен на 150 страницах, сопровождается 27 таблицами и 29 рисунками. Список литературы включает 204 источника.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

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 г. – 3485 браков; 1980 г. – 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 анкетирруемых, их родителей и более отдаленных предков (национальность предков записана со слов анкетирруемых). 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

Давление миграции является преобладающим фактором популяционной динамики городского населения на протяжении всей многовековой истории, служа источником роста численности населения и увеличения его генетического разнообразия. Теоретическая схема генетических последствий миграции для двух моделей популяционной структуры – «мегаполис» и «изоляты» – представлена на рис. 1.

Генетические параметры миграции. Для Москвы проанализирована динамика за столетний период двух основных генетически-значимых параметров миграции – коэффициента брачной миграции m (доля мигрантов (неместных уроженцев) среди вступающих в брак) и среднего миграционного расстояния R (расстояние от места рождения мигранта до Москвы) (рис. 2).

Со второй половины XIX в. население Москвы росло особенно быстрыми темпами. 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 о вступающих в брак, на рубеже XIX и XX вв. были чрезвычайно высокими: $0,7 < m < 0,8$ (Свежинский, Курбатова, 1999). В то же время дальность перемещения мигрантов была невелика ($R = 230$ 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,

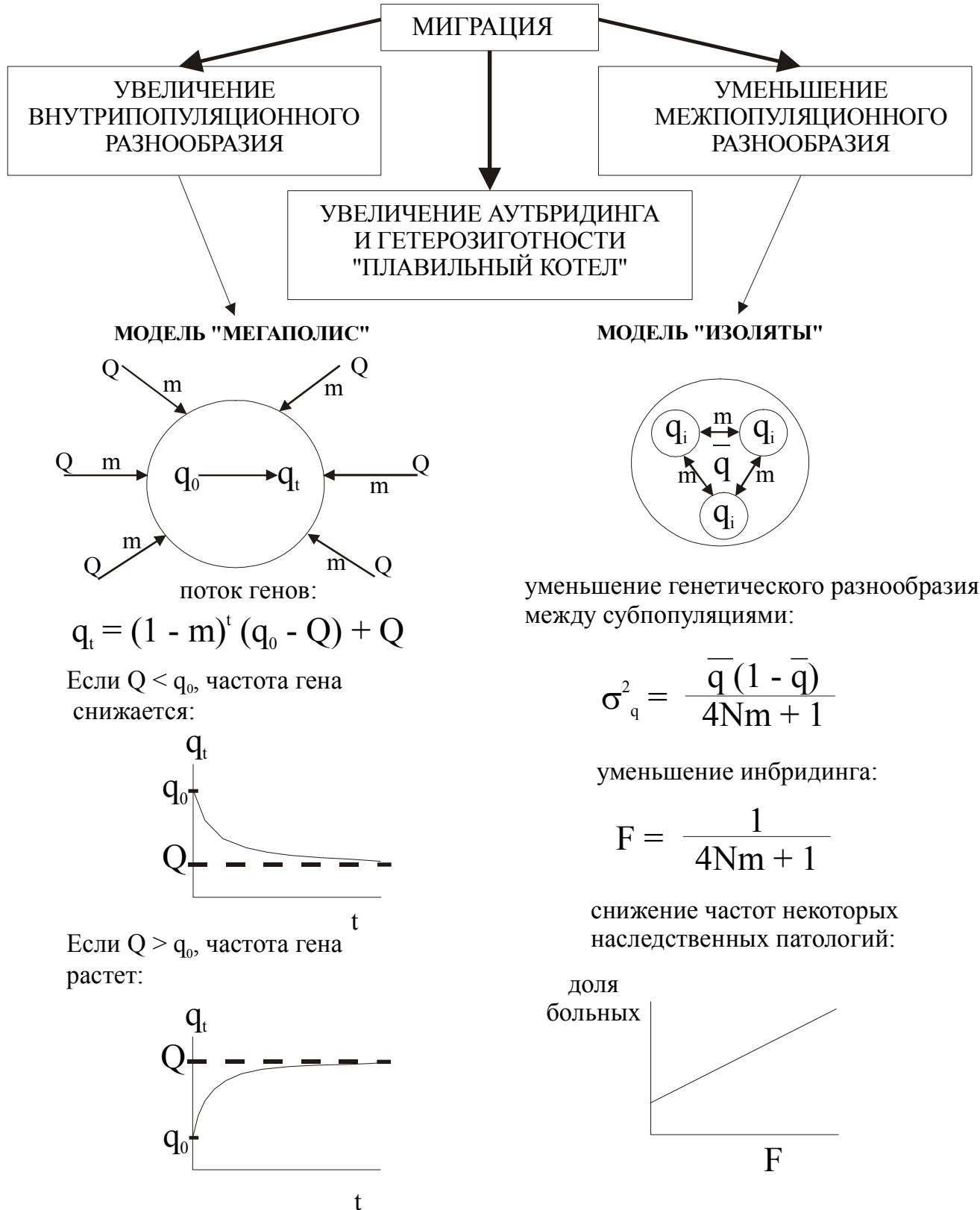


Рис. 1. Генетические последствия миграции

q_t – частота гена через t поколений, q_0 – исходная частота гена в популяции, Q – частота гена у мигрантов, m и F – коэффициенты миграции и инбридинга, N – размер популяции.

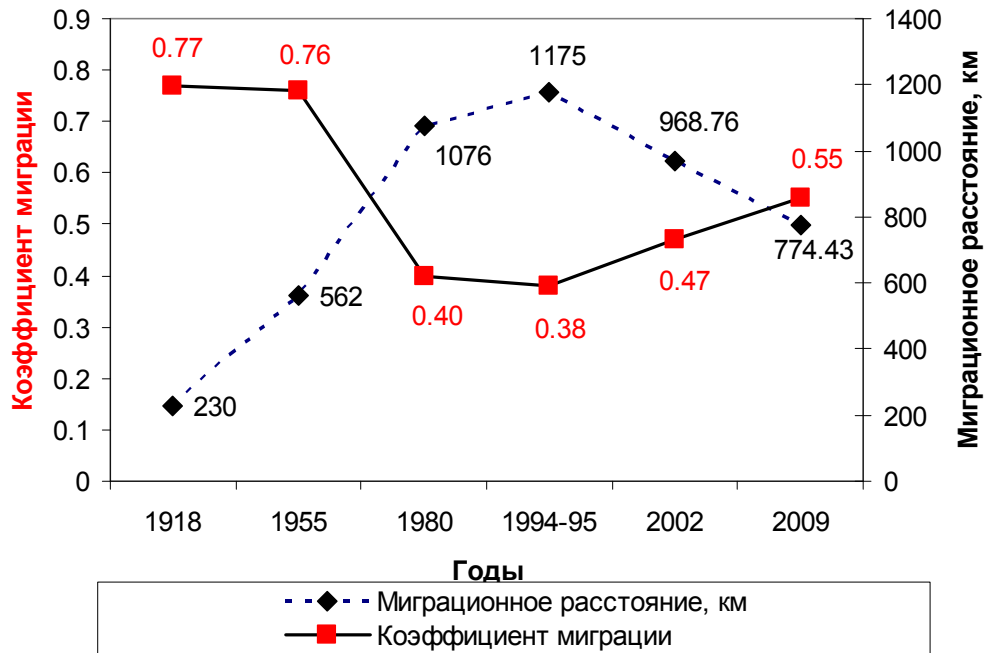


Рис. 2. Динамика коэффициента брачной миграции и среднего миграционного расстояния в Москве за столетний период

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.

В 1955 г. среди вступающих в брак в Москве неместные уроженцы составили 76%, т.е. коэффициент m составил ту же величину, что и на рубеже XIX и XX вв., однако, средний радиус миграции увеличился до 562 км. В 1980 г. значение m упало до 0,4, а R возросло почти вдвое и превысило 1 тыс. км, при этом увеличился вклад мигрантов из южных и восточных регионов СССР (Курбатова и др., 1984). Для вступающих в брак в 1994-1995 гг. коэффициент m 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). 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 Всероссийских переписей населения 2002 г. и 2010 г., лица, родившиеся не в Москве, составляли, соответственно, 47% и 41% от всех жителей столицы, что соответствует коэффициентам миграции $m = 0,47$ и $m = 0,41$. Расчет параметров миграции по данным анкетирования жителей Москвы (Курбатова и др., 2013) показал дальнейшее увеличение коэффициента миграции при уменьшении ее среднего радиуса.

Динамика коэффициента миграции и среднего миграционного расстояния в Москве за столетний период (рис. 2) носит взаимно-зеркальный характер: при высоких значениях m в начале XX в. значение R было невелико, в конце XX в. при уменьшении миграционного притока в Москву радиус миграции был максимален.

Генетические и географические параметры миграции исследованы также с помощью модели «изоляция расстоянием» Малек (Morton, 1977), предполагающей, 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. Расчеты, выполненные по данным о нескольких брачных когортах и по материалам переписи 1897 г. (Свежинский, Курбатова, 1999; Победоносцева и др., 1998), показали, что в московской популяции степень изоляции расстоянием уже на рубеже XIX и XX вв. была невелика ($b=0,0016$), а в середине XX в. уменьшилась еще вдвое ($b=0,0008$), к концу века – втрое ($b=0,0005$). 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.

Динамика параметров миграции по другим городам России (Курск, Белгород, Кострома, Томск) и Украины (Харьков, Полтава, Луганск, Донецк), проанализированная по литературным данным (Иванов и др., 1996; Васильева, 2002; Петрин, 1992; Кучер и др., 1994; Атраментова, Филиппова, 1999, 2005а; Атраментова и др., 2000, 2002; Атраментова, Анцупова, 2007), демонстрирует единую с Москвой тенденцию: вплоть до 60-х годов XX в. отмечаются чрезвычайно высокие значения ($0,7 < m < 0,8$), соответствующие этапу стихийного, неограниченного роста городских популяций; затем значения m 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. В каждом городе динамика генетической структуры будет зависеть не только от интенсивности миграции, но и от соотношения частот генов у коренного населения (q_0) и у мигрантов (Q), которое определяется этнотерриториальными параметрами миграции – спецификой миграционных связей, зависящей от размера города и его значения для территории.

Резкие различия этнического состава мигрантов и коренного населения обуславливают неравномерный миграционный прирост этнических групп (рис. 3). 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 > 1). Значительно сократится доля евреев и немцев (индексы < 1), вследствие их избирательной эмиграции. Более высокие индексы характерны для народов, представляющих мусульманскую конфессию, причем для них характерно весомое преобладание мигрантов-мужчин (Курбатова и др., 2002; Курбатова, Победоносцева, 2004).

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.

Прогноз динамики частот конкретных генов под воздействием миграции. Для населения Москвы разработан прогноз динамики частот нескольких аутосомных генов и одного гена, сцепленного с X-хромосомой, под воздействием миграции с использованием модели «мегаполис» и формулы, приведенных на рис. 1. Для митохондриальных и сцепленных с полом локусов следует учитывать возможные гендерные различия в параметрах миграции – для первых – значение коэффициента m соответствует только женской миграции; для генов, находящихся в Y-хромосоме, – только мужской, а для X-сцепленных генов формула приобретает следующий вид:

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

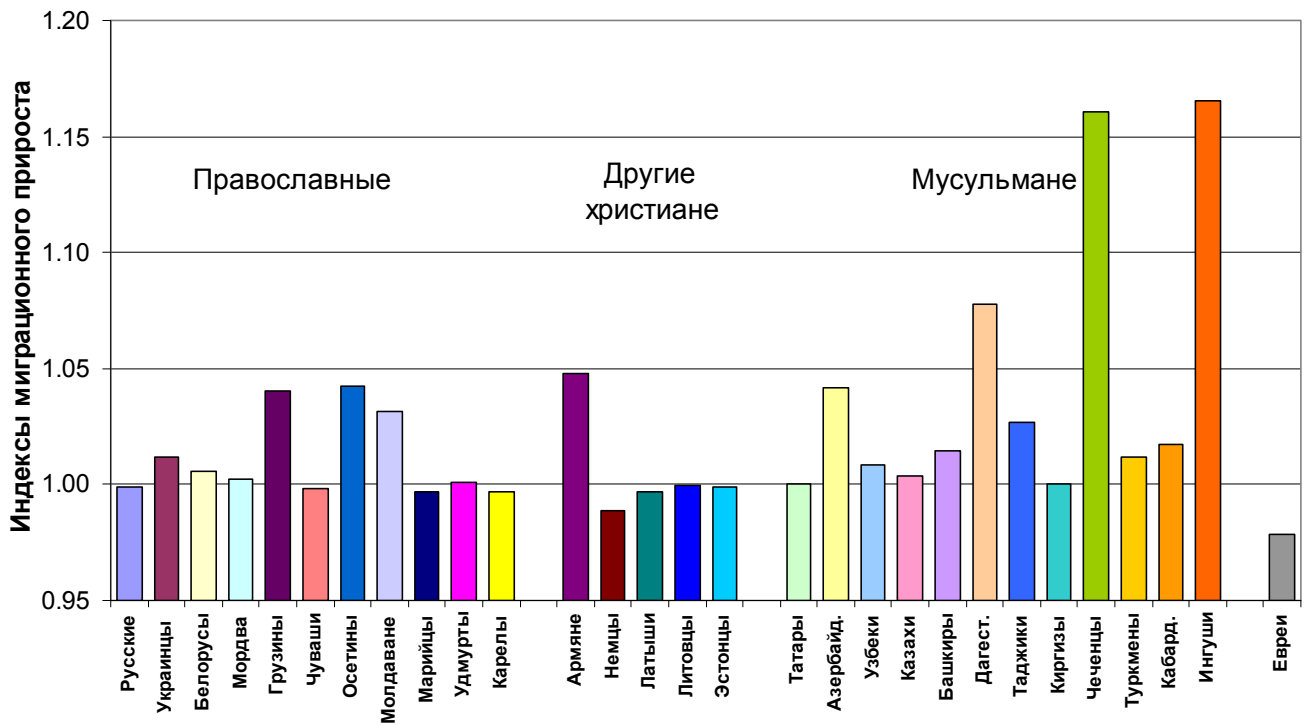


Рис. 3. Среднегодовые (с 1994 по 1999 г.) индексы миграционного прироста этнических групп Москвы (рассчитаны по данным миграционной статистики Мосгоркомстата)

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 бывшего СССР (Рычков и др., 2000; Банк данных ИОГен РАН «Генофонд»), f_i – доля представителей этой группы в общем потоке прибывших в Москву (по данным 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. 4.а) и уменьшения частот аллеля d системы групп крови $Rhesus$ (и, соответственно, уменьшения доли резус-отрицательных лиц) и аллеля A локуса кислой фосфатазы эритроцитов ($ACPI^*A$) (рис. 4.б). Прогнозируется увеличение частоты аллеля GC^*I группоспецифического компонента – сывороточного белка, функциональная роль которого в организме связана с транспортом витамина D_3 (рис. 4.в). Это косвенно свидетельствует о постепенном замещении коренного населения умеренных широт выходцами из более южных регионов, поскольку аллель GC^*I обуславливает более высокую продукцию белка и, соответственно, лучшее связывание витамина D_3 . Более высокая частота аллеля GC^*I у темнокожих групп населения компенсирует слабое проникновение ультрафиолетовых лучей в глубокие слои кожи (Спицын, 1985). Наиболее выраженная динамика ожидается для частоты аллеля GD - локуса, контролирующего синтез эритроцитарного фермента глюкозо-6-фосфат-дегидрогеназы и локализованного в X-хромосоме (рис. 4.г). Данный локус интересен тем, что его полиморфные варианты селективно-значимы для фармакогенетики и экогенетики (Бочков, 1997). Ареал высокой частоты аллеля GD - (в пределах Северной Евразии у народов Кавказа, особенно азербайджанцев, и Средней Азии) (Рычков и др., 2000) совпадает с распространением очагов

малярии, что свидетельствует в пользу гипотезы о защитном механизме данного ферментативного дефекта. В результате значительного притока мигрантов из этих регионов частота аллеля GD^- в Москве за 10 поколений возрастет более чем в 5 раз (рис. 4.г) и в результате каждый сотый мужчина будет носителем данной энзимопатии, а одна из каждых пятидесяти женщин будет гетерозиготна.

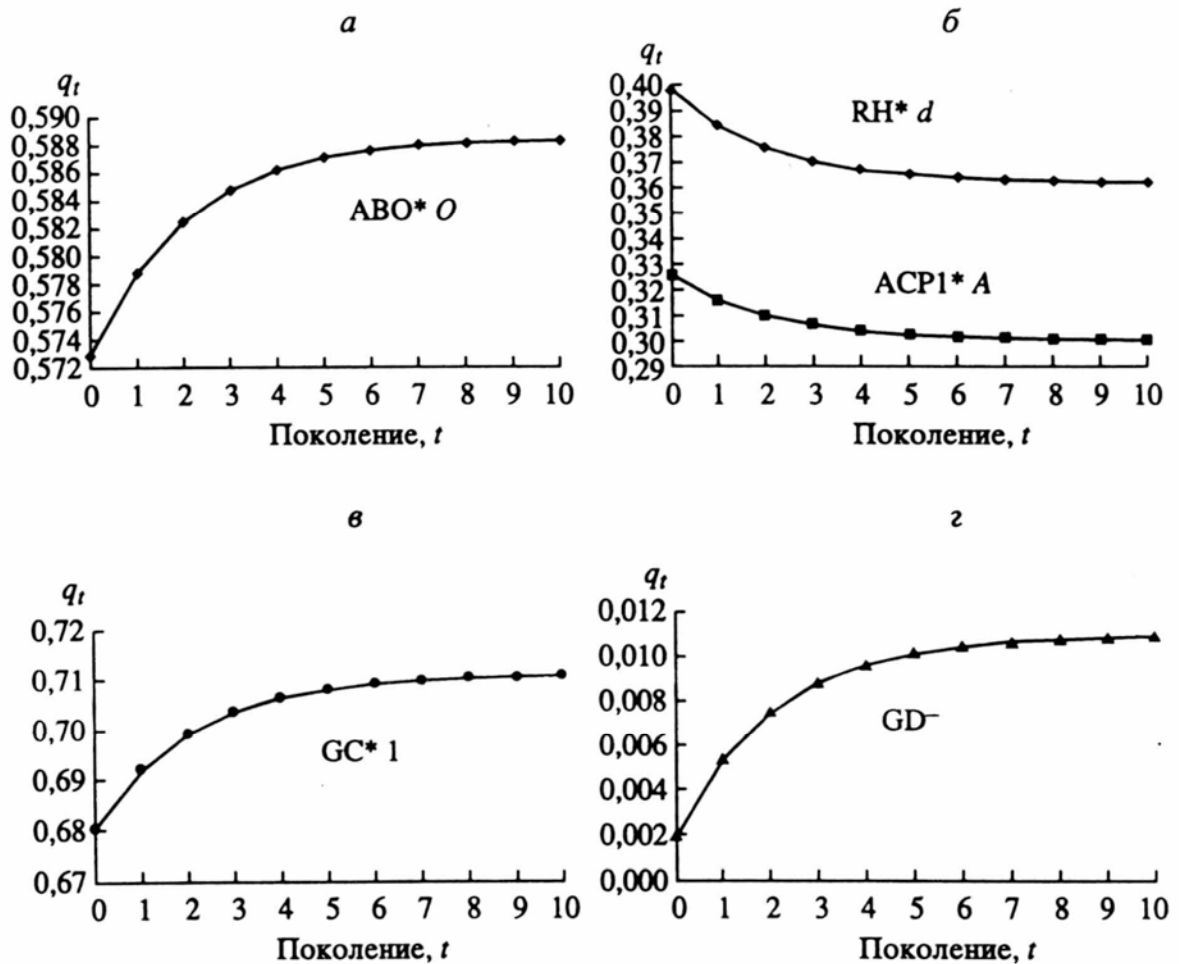


Рис. 4. Динамика частот аллелей в поколениях москвичей под воздействием миграции

Аналогичная динамика прогнозируется и для других малярийно-зависимых систем генетического полиморфизма, в частности, для бета-талассемии (рис. 5) – редкого гематологического заболевания, частота которого в большинстве регионов России, Белоруссии, Украины и Прибалтики крайне мала (1×10^{-3}), поэтому эта болезнь здесь практически неизвестна. В республиках Средней Азии и Закавказья распространенность этого гена намного выше, например, в Азербайджане – в 20 раз (Асанов, 1997). 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, при этом число больных возрастет, соответственно, в 12 и 23 раза.

Приведенный расчет, выполненный для одной конкретной патологии, для которой имеются надежные данные о распространенности в регионах, может рассматриваться как **модельный** для будущих исследований. 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, но и для многих других стран, например, Германии, принявшей миллионы мигрантов из Турции, Италии, Греции, стран Ближнего Востока и Африки – здесь рост числа случаев бета-талассемии зарегистрирован еще в начале 1980-х годов (Holzgreve, 1992), и Великобритании, испытывающей приток мигрантов из Азии и Африки (Minority Populations, 1992).

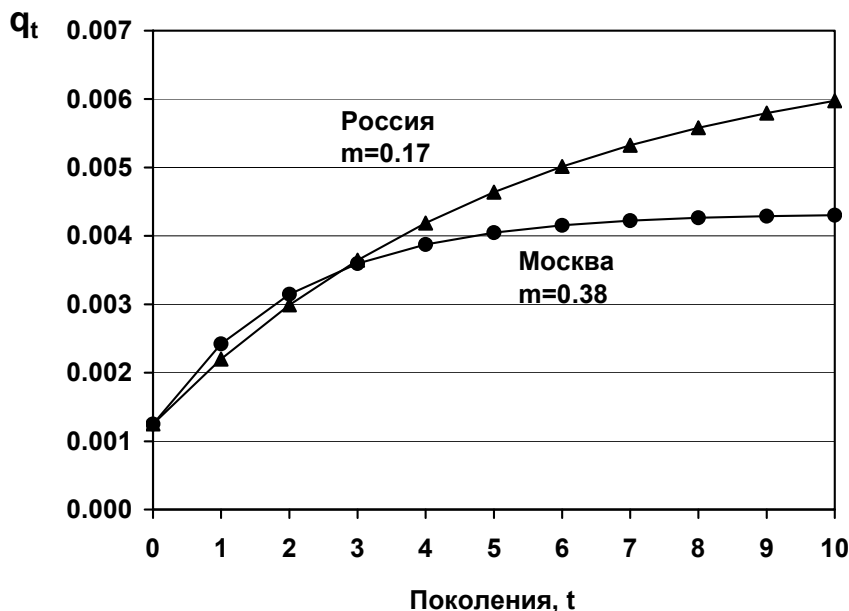


Рис. 5. Динамика частоты гена β-талассемии в поколениях населения Москвы и России

Миграционные потоки могут изменять частоты не только моногенных патологий, но и генов, предрасполагающих к развитию заболеваний, в том числе, и инфекционных. Хорошо изучена геногеография одной из мутаций (делеция в локусе хемокинового рецептора *CCR5del32*), повышающих устойчивость к инфицированию ВИЧ (Лимборская и др., 2002; Боринская, 2013). Наши расчеты показывают, что в результате притока мигрантов из регионов, где эта делеция практически отсутствует, в московской популяции ее частота будет постепенно падать (рис. 6).

Такой прогноз может быть сделан для любого гена, значимого для медицинской генетики, профилактической или судебной медицины, при наличии данных об аллельных частотах в этнорегиональных группах, представленных в миграционных потоках.

Социально-демографические и генетические последствия миграции. Главным позитивным эффектом миграции можно считать тот факт, что в условиях характерного для современной России суженного воспроизводства, она является единственным фактором, препятствующим депопуляции. Многомиллионный приток выходцев из ближнего и дальнего зарубежья оказывает 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. Наиболее значительно увеличивается этническое разнообразие населения крупных городов, где мигранты заполняют бреши на «рынке труда».

Миграция носит избирательный характер не только в отношении национальности, но и ряда других генетически-значимых демографических признаков. Мигранты отличаются от оседлой части популяции по половозрастному составу (чаще всего, преобладают молодые мужчины), уровню образования, профессии и личностных характеристик (социальная активность, уровень интеллекта).

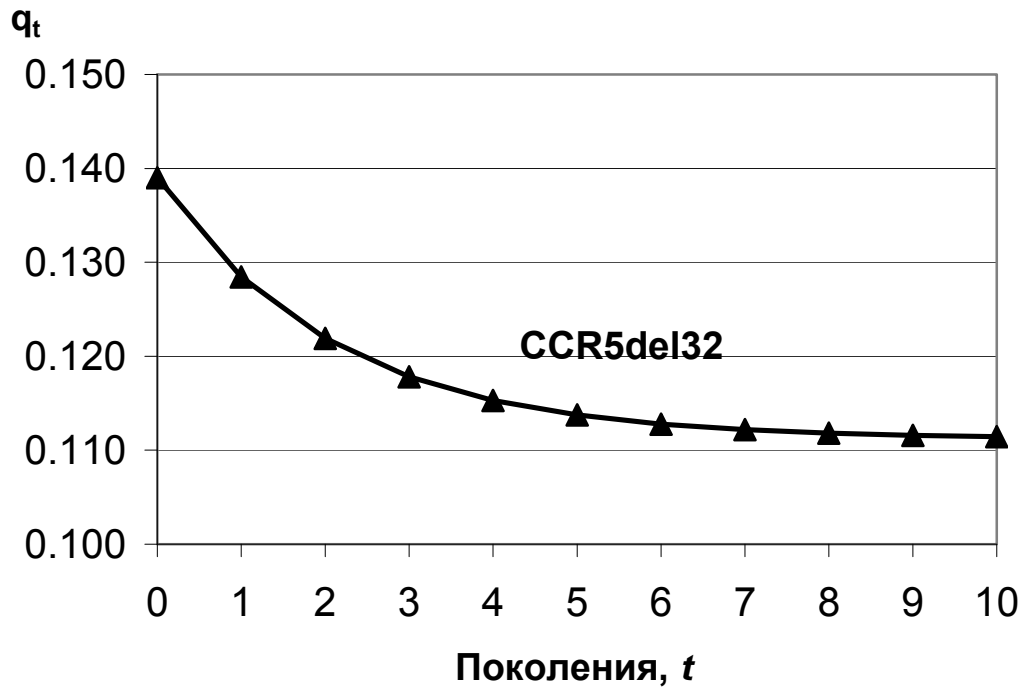


Рис. 6. Динамика частоты делеционного аллеля *CCR5del 32* в поколениях москвичей под воздействием миграции

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. Избирательная эмиграция представителей определенных этнических групп (евреи, немцы, греки) 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: так, в Москве доля лиц с высшим образованием среди эмигрантов составляла 50 %, а в популяции в целом – 30 % (Курбатова и др., 1997; Курбатова, 1998). Выезд наиболее образованной части населения за рубеж наносит ущерб трудовому, интеллектуальному и культурному потенциалу общества. А если учесть, что уровень интеллекта во многом 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.

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. 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. 4-6), 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).

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 объема 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.

Отдельного рассмотрения заслуживает **проблема адаптации "дальних" мигрантов**, которая имеет не только социальные, но и генетические аспекты (Соловечук, 1992; Дуброва, Шенин, 1992; Булаева и др., 1995). Одним из способов адаптации мигрантов к иноэтничной среде является их сплочение в пределах одной локальности, 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.

ГЛАВА 3. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ПОДРАЗДЕЛЕННОСТЬ ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ

Рассмотрены два фактора, нарушающие генетическую целостность городской популяции: 1) ***пространственно-территориальная подразделенность***, вызванная неоднородностью расселения на городской территории представителей разных профессиональных и этнических групп или выходцев из различных регионов, и 2) ***положительная брачная ассортативность***, вызванная стремлением заключать браки по принципу «подобное с подобным».

Пространственно-территориальная подразделенность (на примере Москвы). В дореволюционной Москве, как и во многих европейских городах, еще со средних веков существовала своеобразная «этническая топография» (кварталы с повышенной концентрацией представителей какой-либо этнической группы или выходцев из одного региона), о которой теперь напоминают лишь старинные названия улиц и переулков. Степень территориальной подразделенности Москвы в конце XIX в. оценена нами на основе материалов переписей 1882 и 1897 гг. по ряду «квазигенетических» маркеров: национальности ($F_{ST} \times 10^2 = 2,83$ в 1882 г. и 1,04 в 1897 г.), конфессиональной (1,14) и сословной (1,11) принадлежности, месту рождения (0,49) (Свежинский, Курбатова, 1999; Курбатова и др., 2002; Курбатова, Победоносцева, 2004, 2006). В это время этнические меньшинства (евреи, армяне, татары, немцы, французы), «иноверцы» и «дальние» мигранты концентрировались преимущественно в центральных частях города и, как следствие, – в этих районах была снижена доля русского населения. А «ближние» мигранты – из уездов Московской губернии – напротив, накапливались в периферийных частях города, наиболее близких к родному уезду, поэтому окраины Москвы были заселены почти исключительно русскими. В Рогожской и Лефортовской частях была высока доля старообрядцев. Существовала и особая «сословная топография» – дворяне концентрировались в Арбатской и Пречистенской «полицейских частях», купцы – в Яузской части, духовенство – в

Городской части (центр вокруг Кремля), на окраинах преобладал рабочий люд.

В советское время старая этническая топография города исчезла. Расчеты, выполненные нами на основе материалов переписи 1989 г., показали, что параметр F_{ST} за 100 лет уменьшился на порядок (0,30); 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. Новые волны мигрантов, порожденные социально-экономическими преобразованиями последних десятилетий, создают в российских городах новую неравномерность расселения этнических групп; в Москве появились муниципальные районы, где доля «нерусского» населения превысила 40%, «сгущения» характерны в основном для представителей коренного населения Кавказа, Средней Азии и стран зарубежной Азии (Вендина, 2005; Остапенко, Субботина, 2007). По данным переписи населения 2002 г. подразделенность по этническому признаку $F_{ST} = 0,70$ (на уровне административных округов). По данным последней переписи 2010 г., явно завышающим долю «русских» в Москве, степень генетической дифференциации по этому «квазигенетическому» маркеру (0,19) оказалась ниже, чем в 2002 г. и даже чем в 1989 г. Доля русских наиболее высока в Северо-Западном округе (89,4%) и в Зеленограде (88,6), а минимальна – в Юго-Восточном АО (82,8%) (рис. 7).

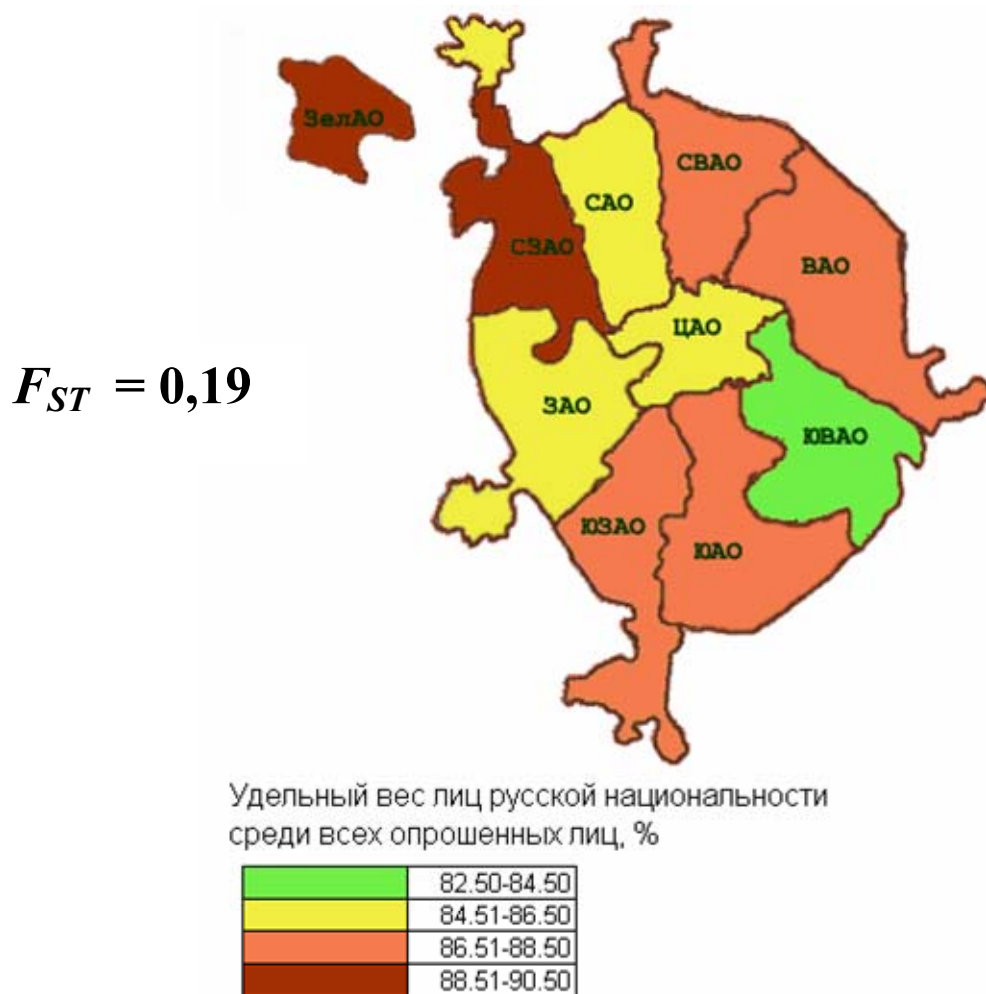


Рис. 7. Доля русских в населении административных округов г. Москвы по данным Всероссийской переписи населения 2010 г.

Стратификация московского мегаполиса по такому социокультурному признаку, как уровень образования (рис. 8) в какой-то степени отражает неоднородность расселения по имущественному и профессиональному признакам. 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! Степень дифференциации населения по образовательному уровню ($F_{ST} = 1,28$ для административных округов и 1,26 для муниципальных районов внутри округов) в настоящее время в несколько раз выше, чем по этническому, и сопоставима с уровнем сословной дифференциации в конце XIX в.

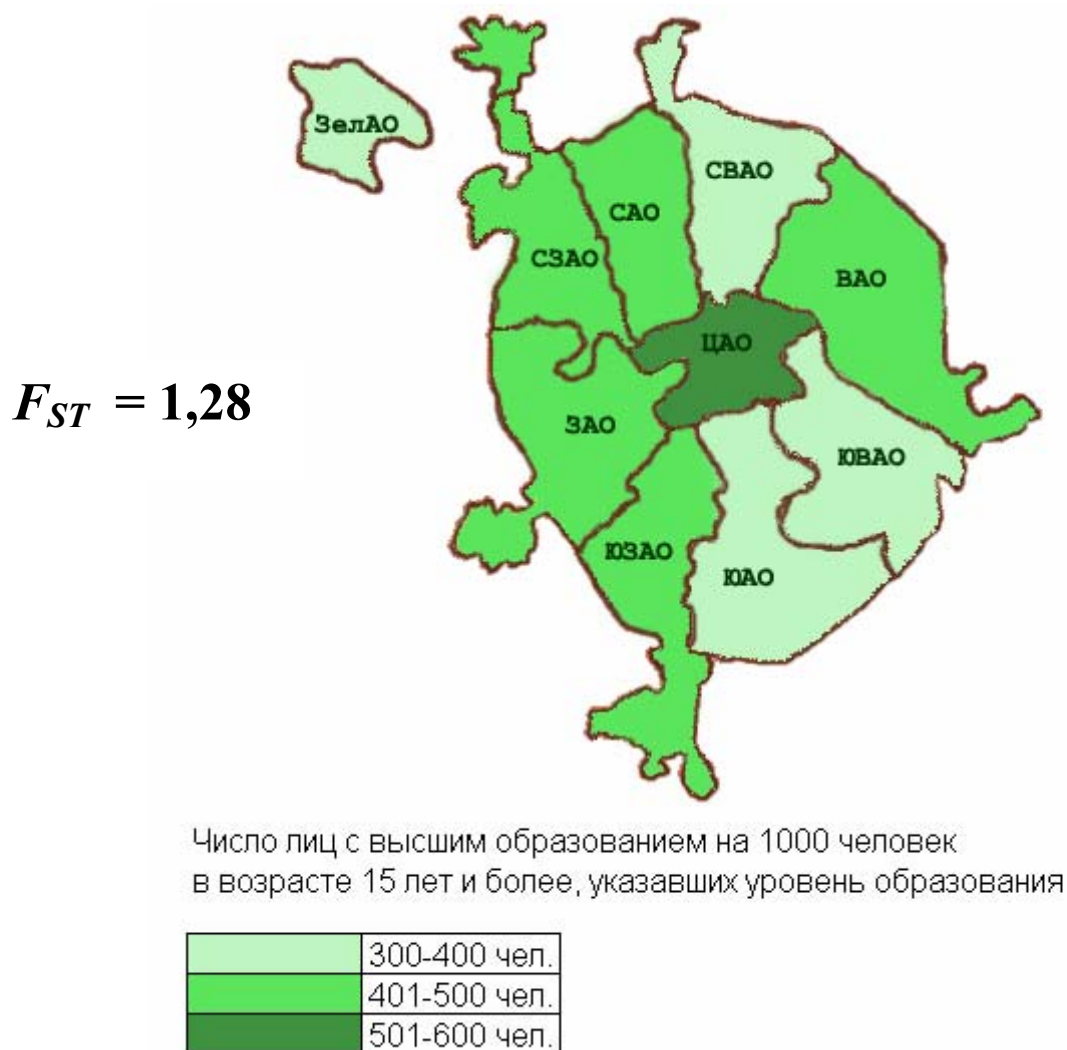


Рис. 8. Доля лиц с высшим образованием в населении административных округов г. Москвы по данным Всероссийской переписи населения 2010 г.

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

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 новая этническая топография будет связана с генетической подразделенностью популяции, поскольку не все мигранты обзаводятся семьей в столице и не все браки заключаются «по соседству». В то же время, на первый план выходит «виртуальная» подразделенность, проявляющаяся на уровне выбора брачного партнера.

Положительная брачная ассортативность и инбридинг. Степень неслучайности образования брачных пар по количественному (возраст) и качественным (национальность, место рождения, профессия, уровень образования) признакам была нами оценена по материалам ЗАГС и церковно-приходских книг Москвы (Курбатова, Победоносцева, 1988 а,б, 1992, 1996; Свежинский, Курбатова, 1999; Курбатова и др., 2002). Для вычисления степени положительной брачной ассортативности по отдельным градациям качественного признака применен модифицированный индекс A' , выраженный в процентах от максимально возможной величины A_{max} для данной группы (Курбатова, Победоносцева, 1996): $A' = A/A_{max} \times 100$.

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

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

$$A_{max} = (N_{\Sigma} / N_{\Sigma}) - I, \text{ если } N_{\Sigma} > N_{\Sigma} \text{ или } A_{max} = (N_{\Sigma} / N_{\Sigma}) - I, \text{ если } N_{\Sigma} > N_{\Sigma}$$

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

Анализ подтверждает, что при выборе супруга большинство москвичей отдают предпочтение ровесникам, землякам, представителям своей этнической и социальной группы (табл. 1).

Таблица 1. Показатели ассортативности браков в Москве

Годы	Возраст ¹	Национальность ²	Место рождения ²	Образование ²	Профессия ²
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

Примечание: *1936 г. ¹ коэффициент корреляции Пирсона; ² полихорический показатель связи K

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. Высокая степень 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., что может быть связано с неоднородностью расселения мигрантов и местных уроженцев, рассмотренной выше. 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. Анализ публикаций (Иванов и др., 1996; Васильева, 2002; Атраментова, Филипцова, 2005б, Атраментова, 1991а,б; Атраментова, Филипцова, 1998; Атраментова и др., 2000; Атраментова, Филипцова, 1999; Атраментова, Мещерякова, 2007; Атраментова, Анцупова, 2005, 2007; Лавряшина, Ульянова, 2005) показал,

что предпочтительное заключение браков между земляками характерно и для других городских популяций России и Украины (Курск, Белгород, Белово, Евпатория, Харьков, Полтава, Донецк, Луганск), 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 A' для учащихся, рабочих сферы производства, медицинских и научных работников, военнослужащих, пенсионеров (Курбатова и др, 1997). В последние годы стратификация по профессии и уровню образования выше, чем по другими демографическими признаками и в Москве (табл. 1), и в других рассмотренных городах. 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. 2). 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.

Таблица 2. Индексы A' внутриэтнической брачной ассортативности в Москве

Национальность	Годы			
	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

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 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 регионах Средней Азии и Азербайджана ($70\% < A' < 90\%$). В то же 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) – обладали 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 внутривнутриплеменными, 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. 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.

Наши исследования показали, что подобная картина наблюдается и в Москве. Внутриэтнические браки представителей малочисленных этнических групп часто оказываются изолакальными. 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). 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»

(исключая браки между москвичами и уроженцами Москвы и Московской губ.), а среди них почти половину составляли «внутриездные» (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.

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 (Курбатова, Победоносцева, 1996, 2004; 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. Для большинства этнических групп, относящихся к православной конфессии (за исключением грузин, осетин и якутов) и западнохристианским конфессиям, стремление заключать внутринациональные браки почти исчезло. 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 условиях панмиксии. Такая же картина характерна и для латышей и эстонцев. Этническая эндогамия по-прежнему характерна для армян, грузин и евреев (рис. 9). В то же время в Москве появились новые этнодисперсные группы, характеризующиеся повышенным тяготением к заключению внутриэтнических браков – представители мусульманских народов Северного Кавказа, Закавказья и Средней Азии. Высокие индексы A' – 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.

Рассмотренные данные говорят о том, что население мегаполиса имеет сложную инфраструктуру и не соответствует модели «большой панмиксной популяции».

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.

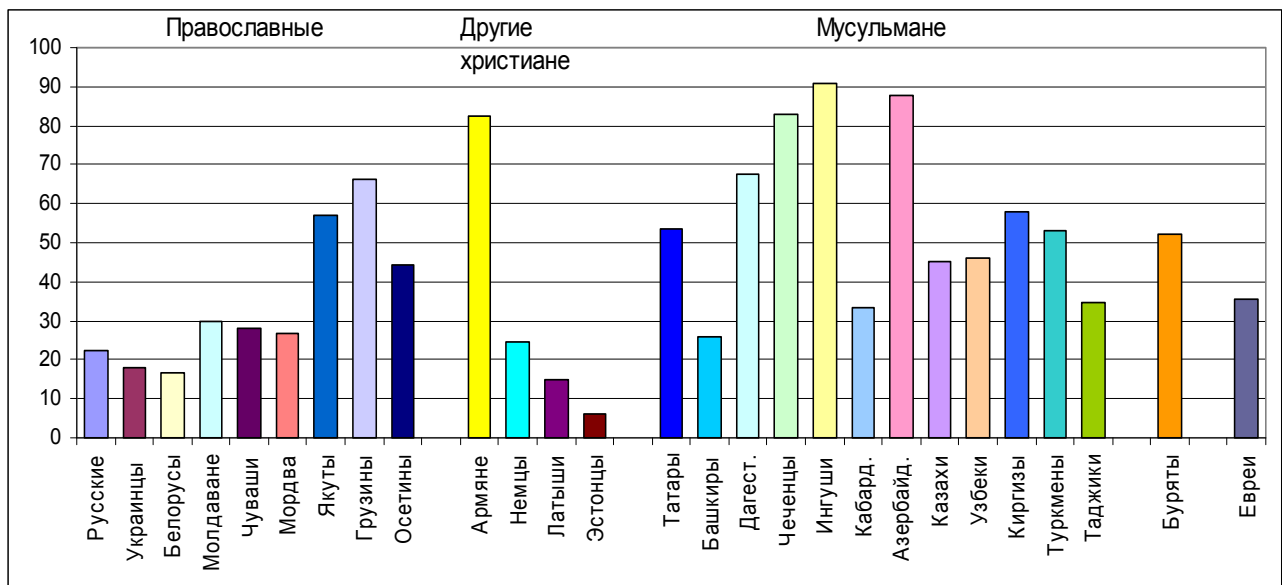


Рис. 9. Индексы внутриэтнической брачной ассортативности в Москве в 1990-е годы (Рассчитаны на основе данных Мосгоркомстата о числе детей, рожденных женщинами разных национальностей, состоящими во внутринациональных и межнациональных браках)

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.

ГЛАВА 4. ПРОЦЕССЫ АУТБРИДИНГА И ИХ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ

Аутбридинг – модель брачной структуры, прогнозируемая для будущего человечества (Фогель, Мотульски, 1990). В начале главы рассмотрены теоретические основы проблемы аутбридинга – связь уровня гетерозиготности с приспособленностью и изменчивостью антропометрических признаков, с феноменом акселерации и секулярными трендами; представление об оптимуме гетерозиготности, концепция адаптивной нормы (Алтухов, Курбатова, 1990).

Масштабы аутбридинга в городских популяциях России и сопредельных стран. На основе данных о структуре браков жителей Москвы (собственные данные, анализ материалов ЗАГС) и ряда других городов России и Украины (по литературным данным) проанализированы три основных меры аутбридинга: 1) доля гетеролокальных/гомолокальных браков; 2) брачные расстояния и 3) доля и структура межнациональных браков (табл. 3).

На протяжении большей части истории человечества преобладали гомолокальные (эндогамные) браки. Крупнейший отечественный антрополог В.В. Бунак (1980) 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. Именно такой тип популяционной структуры был характерен для небольших городов России, Западной Европы и даже США (Swedlund et al., 1976) до начала XX 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 (Жомова, 1965). Такие особенности брачной структуры создавали широкое поле для проявления эффектов инбридинга.

Для крупных городов уже в этот период были характерны гетеролокальные браки (табл. 3). 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 Курске в конце XIX в. больше половины браков заключалось между уроженцами города, а доля браков между выходцами из Курского уезда – 23-25 %. В 1960-70-е годы в Курске доля браков между курянами составляла лишь 12-14 %; примерно такие же цифры наблюдались в этот период в Харькове, Донецке, Полтаве и Луганске, а в Белгороде они были еще ниже (Атраментова, Филиппова, 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. В городах Кореновск и Усть-Лабинск Краснодарского края (Сладкова и др., 1990), Миллерово и Цимлянск Ростовской области (Кривенцова и др., 2005), Белово Кемеровской обл. (Лавряшина, Ульянова, 2005), Удомля и Осташков Тверской обл. (Зинченко и др., 2004), Цивильск Республики Чувашия и Глазов Республики Удмуртия (Ельчинова и др., 2007), Баймак Республики Башкортостан (Мурзабаева и др., 2009), Арск Республики Татарстан (Ельчинова и др., 2013) 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?).

Таблица 3. Параметры брачной структуры в различных городах России и Украины

Годы	Гомолокальные браки (%)	Брачные расстояния (км)	Межнациональные браки (%)
Москва			
1892-1918	12,5	256±7	5,2 (14,7 в 1936 г.)
1955	9,6	503±14	14,8
1980	37,2	646±29	16,5
1994-1995	41,7	541±24	22,1
Курск ¹			
1865-1873	63	78±7	
1895-1900	50	141±10	
1960	12		7,71
1967-1970	14	746±48	
1989	27		7,39
1993-1995	32	847±52	
Белово ⁷			
1970	18		16,5
1994-1999	37		10,9
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	30,0-30,8	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	12,1	654±18	48,4
1985	24,4	759±22	50,9
1990	30,5	718±22	52,0
2000	43,1	593±31	60,0
Евпатория ⁸			
1960-1961	4	960±37	39,4
1985	8	1397±55	43,9
1994-1995	15	1171±40	46,6

Примечание: 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, Мецержкова, 2007.

К концу XX в. доля гомолокальных браков во всех изученных крупных городах возросла, но все же составляла 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.

Брачное расстояние (между местами рождения супругов), согласно теории (Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971), отражает степень генетических различий между брачными партнерами. Во второй половине XIX в. среднее арифметическое брачное расстояние (\bar{d}) 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. 3). 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 Белгороде – до 891 км. Максимальные значения отмечаются в Евпатории в 1985 г. – почти 1400 км. В крупных городах Украины значение \bar{d} было максимальным в 1980-е годы (658-759 км). В Москве в 1980-е годы \bar{d} 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 России и Украины. 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). 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. 3). 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 (рис. 10). Есть примеры и противоположной динамики: в г. Белово Кемеровской обл. за период с 1970 по 1999 гг. доля межнациональных браков снизилась (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 (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 отражает процесс снижения положительной брачной ассортативности по национальному признаку (или ее полное исчезновение у русских), рассмотренный в предыдущем разделе.

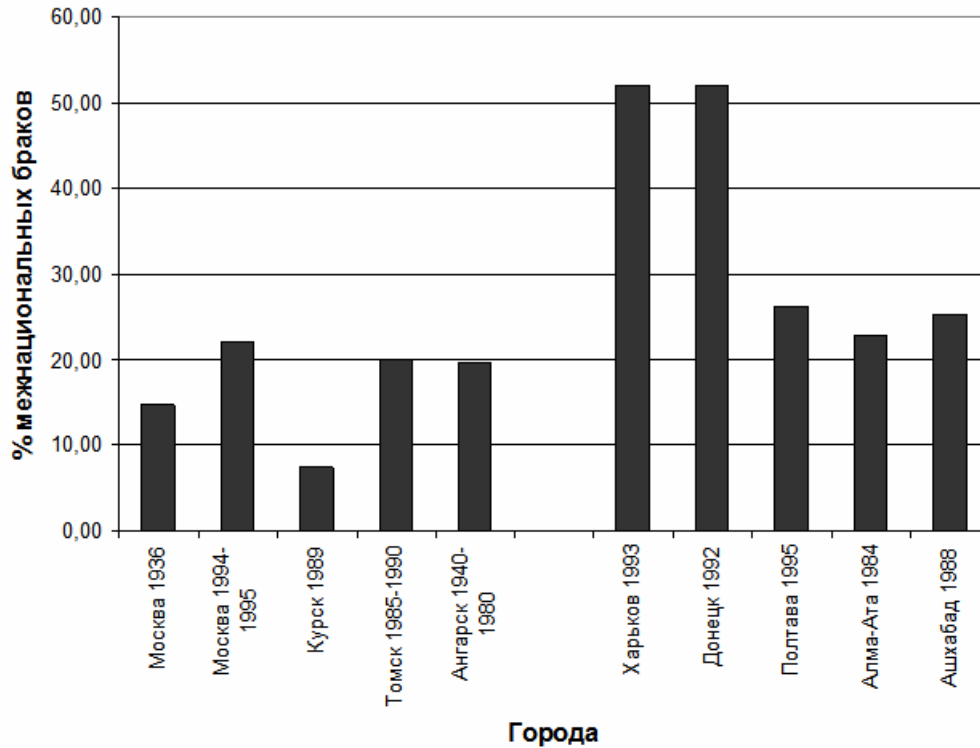


Рис. 10. Доля межнациональных браков в городах РФ и СНГ

Авторы данных по городам: Томск (Салюкова и др., 1998); Ангарск (Бочков и др., 1984); Алма-Ата (Святова и др., 1988); Ашхабад (Некрасова, 1992). Остальные ссылки см. табл. 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. рис. 1). 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). 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 x татарка и русская x татарин почти равное.

Для выявления генетических последствий для конкретных этнических групп, 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 (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. 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%.

Величину этого потока мы оценили, 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 ($R_{\delta} \rightarrow R$) выражаются следующим образом:

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

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

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 ($F_{\square} \rightarrow R$ и $F_{\delta} \rightarrow R$) будет выглядеть следующим образом:

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

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

Результаты соответствующих расчетов приведены в табл. 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.

Динамика этого процесса в поколениях, отраженная на рис. 11, 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).

Таблица 5. Вклад отцов и матерей разных национальностей в генофонд русских детей

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

Итог этого анализа заключается в следующем: генный поток по линии отцов (рис. 11.а) 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. 11.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.

Потоки генов между этническими группами трех мегаполисов по данным анкетирования. На основе данных о национальности предков анкетированных лиц и их собственной этнической идентификации, для Москвы, Харькова и Минска рассчитаны интенсивность и структура потока генов в «основную» этническую группу каждого из трех мегаполисов (Курбатова и др., 2013). (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). 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

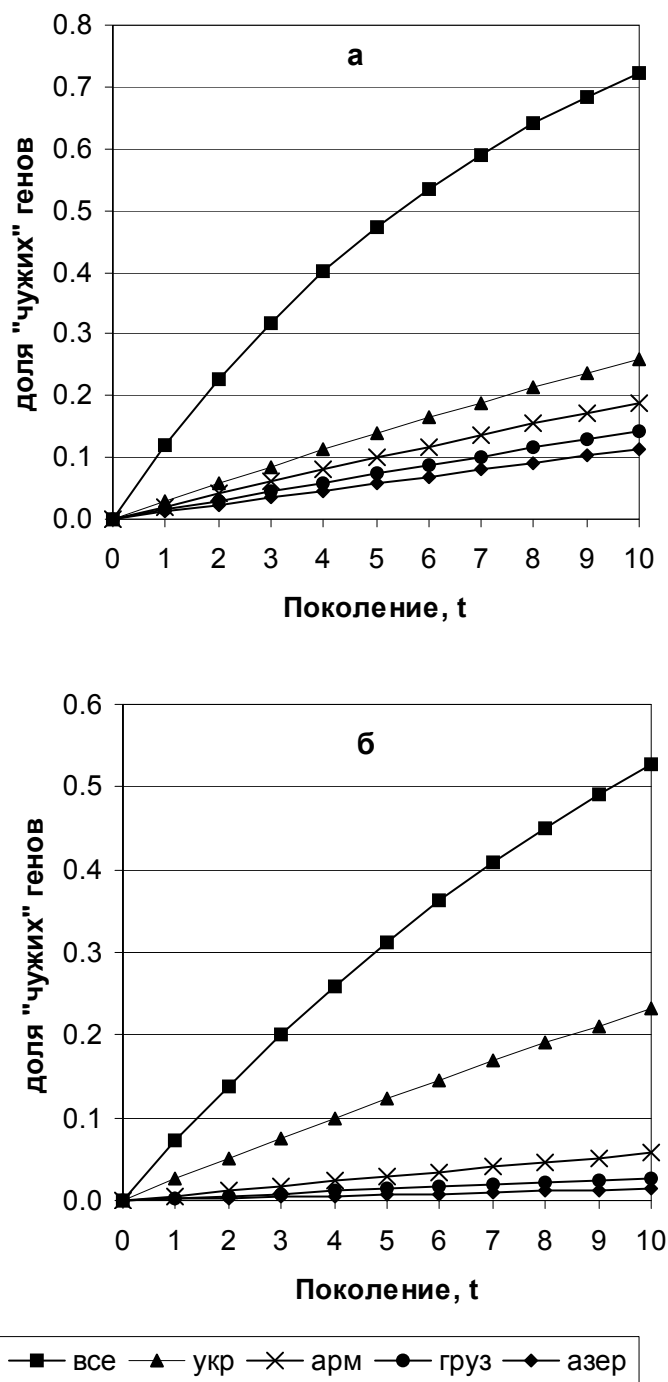


Рис. 11. Поток генов другой национальности в генофонд русских детей
а – по линии отцов, б – по линии матерей

показывают, что 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 2У составляет 9%, а поток 2mt – 6%. (Здесь следует отметить, 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. 5). В Минске – для белорусов – потоки генов по отцовской и материнской линиям практически одинаковы и имеют в основном славянские истоки. Поток 2У 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 (см. рис. 11), показывает, 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.

Вывод о высокой степени генетического разнообразия «коренного» населения мегаполисов был проиллюстрирован при помощи еще одного методического приема: анализа семейной экзогамии (в соответствии с генеалогическими данными анкет, семьи анкетированных лиц «основной» в каждом из трех мегаполисов национальности были распределены по степени экзогамии на 6 категорий). Статистические различия между всеми тремя распределениями (русские Москвы, украинцы Харькова, белорусы Минска) достоверны. 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. 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.

Значение полученных результатов для проблемы формирования генетических баз данных по населению мегаполисов. Основным выводом из этой части исследования состоит в том, что население мегаполиса, а также его «основная» этническая группа представляют собой популяцию смешанного происхождения в отношении признаков «национальность», «место рождения». 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.; в Харькове из выборки 218 чел. – 4 чел.; в Минске из выборки 447 чел. – 14 чел. 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 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, см. рис. 1). 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.

ГЛАВА 5. ЕСТЕСТВЕННОЕ ВОСПРОИЗВОДСТВО И ОТБОР

Рассмотрены теоретические и методологические аспекты проблемы естественного отбора применительно к популяциям человека, сделан анализ временной и межгрупповой изменчивости параметров отбора в мировом масштабе и в РФ. Вопреки расхожему мнению, отбор продолжает действовать и в наши дни, однако в развитых странах основное поле его деятельности сместилось на пренатальные стадии онтогенеза (до- и постимплантационная гибель зигот, спонтанные аборт), где потери составляют 50-60%, причем значительная их часть обусловлена геномными мутациями (Дурнев и др., 2013). С учетом значительной доли безбрачных и бесплодных, получается, что больше половины первичной популяции зигот не воспроизводится в следующем поколении.

Оценка интенсивности отбора на основе данных демографической статистики. Для этой цели нами применен *индекс Кроу* (Crow, 1958), в основу которого положена фундаментальная теорема естественного отбора Р. Фишера. Интенсивность отбора, обусловленного дифференциальной смертностью: $I_m = P_d/P_s$, где P_d и P_s – доля индивидуумов, соответственно умерших и доживших до наступления репродуктивного возраста ($P_d + P_s = 1$). Интенсивность отбора, обусловленного дифференциальной плодовитостью $I_f = V_k / \bar{k}^2$, где \bar{k} – среднее число потомков, приходящееся на одного индивидуума с завершённым репродуктивным периодом; V_k – межсемейная дисперсия числа потомков. Индекс тотального отбора (I_{tot}) отражает совокупное влияние двух компонент: $I_{tot} = I_m + (1/p_s) I_f$.

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 естественный прирост отдельных групп) (Курбатова, Победоносцева, Привалова, 2007; Курбатова, Победоносцева, 2009; Курбатова и др., 2012). Кардинальное отличие межгруппового отбора от внутригруппового состоит в том, что прогнозируемое увеличение частоты какого-либо аллеля никак не связано с его селективной ценностью. 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.

Изменчивость параметров отбора в мировом масштабе. На основе публикаций (основные сводки: Spuhler, 1962, 1963, 1973, 1976; Спицына, 1993, 2006; Спицын и др., 1994; Пузырев и др. 1999) создана база данных «Отбор» (Kurbatova et al., 2005; Курбатова и др., 2007), включающая шесть параметров отбора в 278 популяциях различного иерархического уровня (от элементарных, до национальных сообществ), проживающих на всех обитаемых континентах Земного шара. 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.

Результаты статистического анализа изменчивости параметров отбора по всей базе данных представлены в табл. 6. Дорепродуктивная смертность, составляя в среднем 23%, варьирует 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 – в городской общине поляков (Полиш Хилл) в г. Питтсбург, США в конце XIX – начале XX вв. (Crawford, Goldstein, 1975). Соответственно, компонента I_m варьирует в пределах от 0,003 до 2,980 (имея минимальные и максимальные значения в тех же самых популяциях, что и P_d).

Межгрупповое среднее число потомков для всех изученных популяций равно примерно 5. Параметры \bar{k} и V_k 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, проживающие в провинции Квебек. Минимальное значение I_f наблюдается в сельской популяции японцев, проживающих на о. Хирано, для браков, заключенных в 1920-е годы; максимальное – у индейцев Каинганг, проживающих в Бразилии и исследованных в 1958 г. **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, причем оба крайних значения наблюдаются в

городских популяциях. Интенсивность *межгруппового* отбора, связанного с дифференциальной плодовитостью, $I'_f = 0,166$.

Таблица 6. 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.

Сравнение параметров отбора в группах популяций различных демографических и социально-культурных типов показало, что в популяциях с традиционным хозяйственно-культурным укладом эти параметры зависят в основном от климато-географических факторов (Kurbatova et al., 2005; Курбатова и др., 2007), а в популяциях других типов на показатели плодовитости большое влияние оказывают религиозный фактор и «эффект колонизации» – «мировые рекорды» были достигнуты религиозными сектами (изоляты) Северной Америки и франкоязычными канадцами-католиками в результате демографического соревнования («война колыбелей») с англоязычными протестантами в ходе заселения восточных провинций Канады (см. табл. 6). Важно, что максимальные из всех известных значения интенсивности отбора отмечены не в популяциях охотников, собирателей, ранних земледельцев, как ранее полагалось, а в городских популяциях, находившихся на ранних этапах индустриализации. Высокая смертность в городах была вызвана инфекционными заболеваниями (детские инфекции, тифы, туберкулез, в начале XX в. – «испанка»), чему способствовали высокая плотность населения, плохие жилищные и санитарно-гигиенические условия, отсутствие водоснабжения и канализации, квалифицированной медицинской помощи, тяжелые условия труда и быта большинства горожан (Прохоров, 2001). Несомненно, что в средневековых городах, страдавших от опустошительных эпидемий чумы, холеры и оспы интенсивность отбора была еще более значительной.

Релаксация отбора. Анализ зависимости параметров отбора от времени (интервал – от начала XVII в. до наших дней) 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. 7). 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).

Таблица 7. Зависимость параметров отбора от времени

Тип популяции		P_d	I_m	\bar{k}	V_k	I_f	I_{tot}
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.

Таким образом, показано, что процесс релаксации отбора, обычно принимаемый как общая мировая тенденция, имеет свою специфику в популяциях разных типов и на разных ступенях 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. Общемировой тенденцией является нивелирование межсемейных различий по числу потомков, чему способствуют широкое распространение практики планирования семьи и успехи репродуктивной медицины по преодолению бесплодия. Одновременно, в большинстве популяций снижалась и рождаемость. При этом компонента отбора, связанная с дифференциальной плодовитостью, значительно уменьшилась лишь в городских популяциях. Города представляют единственный тип популяций, где обе компоненты отбора проявляют одинаковую тенденцию к ослаблению.

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. 8) и уменьшилась до $I_m = 0,04$; причем значения I_m для всех временных интервалов (кроме 30-х годов) в городском населении были меньше чем в сельском, 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. 9). Еще более яркий пример – уже упомянутая городская популяция Полиш Хилл, 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).

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 ($V_k = 15$; $I_f = 0,66$) (табл. 9). 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 I_f – почти в 2 раза. 2/3 беременностей прерываются медицинскими абортами – это свидетельствует о том, что потенциальный биологический резерв плодовитости намного больше реализованного и искусственно ограничивается социальными факторами. К началу XXI в. значения \bar{k} и V_k несколько возросли, а компонента I_f еще немного уменьшилась. 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).

Таблица 8. 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. Рассчитаны на основе «Таблицы смертности и ожидаемой продолжительности жизни населения» Госкомитета СССР по статистике, 1989

Таблица 9. Динамика индексов потенциального отбора Кроу в московской популяции

Параметр	XIX в. ¹	1950 ¹	1975 ¹	1984 ¹	1994 ²	2002 ³
P_d	0,60	0,10	0,05	0,03	0,03	0,03
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
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. о плодовитости возрастных когорт женщин с завершённым репродуктивным периодом

Таким образом, в городском населении развитых стран, благодаря социальному прогрессу и успехам здравоохранения, на протяжении истекшего столетия произошло многократное снижение компоненты отбора, обусловленной дифференциальной смертностью на постнатальных стадиях онтогенеза. В популяциях с низкой дорепродуктивной смертностью почти половина ее теперь приходится на перинатальную смертность, в основном обусловленную генетическими причинами. 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). Компонента, обусловленная дифференциальной плодовитостью, снизилась менее значительно и в итоге в урбанизированных популяциях она вносит гораздо больший вклад в тотальную величину отбора, чем дорепродуктивная смертность. Можно сказать, что последние 3-4 поколения городских жителей существуют в условиях резкой релаксации отбора.

Основным предсказуемым следствием снижения интенсивности отбора является рост генетического груза популяции, в первую очередь увеличение частот заболеваний с аутосомно-доминантным типом наследования (Bodmer, Cavalli-Sforza, 1976), а также дефектов мультифакториальной этиологии, нарушающих функции иммунной системы, зрительного и слухового анализаторов (Фогель, Мотульски, 1990). Релаксация стабилизирующего отбора по антропометрическим признакам в неонатальном периоде вызовет увеличение их генотипической дисперсии (Курбатова и др., 1991; Курбатова, 2003). К т. н. *«дисгенным эффектам медицины»* могут приводить многие ее достижения (вакцинация, применение антибиотиков, инсулина, специальных диет, успехи детской сердечно-сосудистой и челюстно-лицевой хирургии), которые повышают приспособленность генотипов, которые были бы элиминированы в условиях более жесткой среды.

В условиях релаксации естественного отбора особенно актуальным становится развитие методов медико-генетического консультирования, позволяющих предотвратить рождение больного ребенка и снизить частоту аномальных генов в популяции.

Обсуждаются границы применимости дарвиновской концепции приспособленности к человеку и проблема т.н. «противоестественного отбора», впервые поставленная нашим выдающимся ученым Н.К. Кольцовым (1924).

Новые эколого-генетические факторы (химическое и радиационное загрязнение, электромагнитные поля, шум, вибрация, «производственные вредности», психоэмоциональный стресс, нетрадиционная пища, лекарства, вирусы), могут вызывать не только генотоксические эффекты, но и новые вектора отбора, значимые для фармакогенетики и экогенетики (Спицын, 2008; Курбатова, Победоносцева, 2010; Абилов и др., 2012). Генотипы, селективно-нейтральные в нативной среде, могут стать селективно-значимыми в трансформированной городской среде, что обусловит рост мультифакторных, онкологических заболеваний и генетически обусловленной непереносимости ксенобиотиков, связанной с полиморфизмом генов детоксикации (Баранов, 2009).

Отсутствие стабильного воспроизводства генофонда, обусловленное суженным типом естественного воспроизводства (нетто-коэффициент <1), является характерной чертой городских популяций с момента их возникновения. Последнее десятилетие XX в. в России ознаменовалось резким ухудшением демографической ситуации – в большинстве регионов смертность превысила рождаемость, что приводило к уменьшению численности населения, иначе – к депопуляции. В Москве количество умерших превышало количество родившихся, начиная с 1989 г. (в отдельные годы – почти в 2 раза). Среднее число потомков в городском населении приблизилось к единице; в Москве в 2000 г. оно составило 1,248, в Санкт-Петербурге – 0,974. Нетто-коэффициент воспроизводства городского населения упал почти до 0,5 (Демографический ежегодник России, 2001). Это означает, что каждое последующее поколение коренных жителей будет в два раза малочисленнее предыдущего (без учета миграции). Начавшись в городах, этот процесс захватил в последнее время и сельские регионы России, которые на протяжении веков являлись «донорами» людских и, следовательно, генных ресурсов для городских популяций. *«Гены рождаются в провинции, а умирают в городе»*

(Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971). В России теперь, очевидно, гены должны рождаться в «иных провинциях».

Драматические изменения характера воспроизводства в ближайшем будущем отразятся практически на всех сторонах жизни общества. Преобладание однодетных семей приводит к разрушению традиционной для русского этноса разветвленной системы горизонтального родства и свойства (дяди, тети - племянники, двоюродные братья и сестры, шурины, свояченицы, золовки и т. д.) и сохранится лишь родство «по вертикали» (дети - родители- деды-прадеды). Единственным положительным следствием будет снятие проблемы инбридинга, поскольку не будет потенциальных брачных партнеров среди родственников. В результате деформации поло-возрастной структуры населения возрастет доля пожилых людей, что, несомненно, изменит социально-психологический портрет общества и обострит экономические проблемы (увеличится нагрузка на трудоспособную часть населения).

В последние годы ситуация с естественным воспроизводством стала понемногу выправляться. Этому способствовали как реализация правительственных мер, направленных на стимулирование рождаемости, так и структурные демографические тренды. В Москве, начиная с 2011 г., вновь обозначился положительный естественный прирост. В 2013 г. Петербург вновь обрел 5-тимиллионного жителя.

Внутригрупповой и межгрупповой отбор в городском населении РФ. Динамика процессов естественного воспроизводства и параметров отбора имеет свою специфику для разных этнорегиональных групп населения. **В масштабах СССР** (по данным переписи 1989 г.) этнические группы городского населения значительно различались по размерам дорепродуктивной смертности и, особенно, плодовитости (Курбатова, Победоносцева, 2004; Курбатова и др., 2007). Для когорты женщин 1940-44 гг. рождения максимальные значения I_m (0,103), \bar{k} (6,15) и V_k (10,93) были у таджиков; минимальные значения I_m (0,026) – у белорусов; \bar{k} (1,51) – у латышей. У русских, украинцев и белорусов $\bar{k} = 1,7 - 1,8$, а V_k имела минимальные значения (< 1). Различия в плодовитости этнических групп коррелировали с уровнем распространения мер контрацепции и искусственного прерывания беременности. Значения компоненты $I_f > 0,4$ были характерны для молдаван, армян, азербайджанцев, эстонцев и латышей; значения $I_f < 0,3$ – как для народов с наибольшей (узбеков, туркмен, таджиков), так и с низкой рождаемостью (украинцев и белорусов). Доля генетической компоненты в межсемейной дисперсии плодовитости намного больше у народов с отсутствием мер ограничения рождаемости (Большакова, Реватов, 1988), поэтому генетическая эффективность этого вида отбора будет выше у народов Средней Азии, чем у славян. 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, азербайджанцев и армян – расширенный. Интенсивность **межгруппового** отбора по плодовитости (I'_f) для городских женщин 1940-44 годов рождения составила 0,318, что сопоставимо со значениями внутригруппового отбора. Но в то время как интенсивность внутригруппового отбора ослабевала, межгруппового - возрастала на протяжении XX в. (рис. 12), и в городском населении была всегда выше, чем в сельском. Увеличение I'_f отражало увеличение межэтнических различий в рождаемости, которые 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 – в среднем 5-7 рождений (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. Эта динамика связана с разными темпами модернизации репродуктивного поведения популяций и отражает разные этапы «демографического перехода».

В масштабах современной России (по данным переписи 2002 г.) параметр \bar{k} непрерывно снижался в 30-ти этнических группах из 32-х проанализированных, 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 (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 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, чувашаи, удмурты, марийцы, немцы, осетины, балкарцы, карачаевцы, черкесы, адыги, коми, коми-пермяки, калмыки) \bar{k} находится на уровне простого воспроизводства. Расширенный тип воспроизводства в основном представлен народами, относящимися к мусульманской и буддистской конфессиям. 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. Выявлено постепенное снижение интенсивности межгруппового отбора в РФ (от $I'_f = 0,093$ до $I'_f = 0,035$), что обусловлено многократным снижением межгрупповой дисперсии плодовитости (рис. 12). Эти данные резко контрастируют с картиной динамики межгруппового отбора в масштабах СССР, интенсивность которого 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 (Курбатова, Победоносцева, 2009).

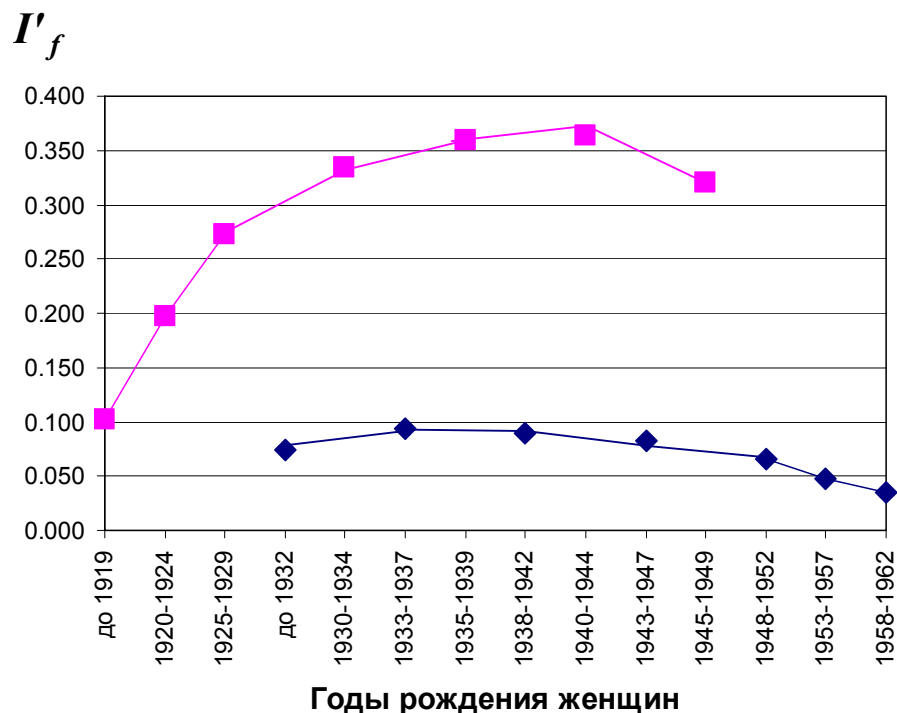


Рис. 12. Динамика интенсивности межгруппового отбора в масштабе СССР (квадраты) и в масштабе России (ромбы)

Внутригрупповой и межгрупповой отбор в крупнейших мегаполисах России – Москве и Санкт-Петербурге проанализирован на основе материалов переписи 2002 г. У женщин 5 национальностей (русские, украинцы, белорусы, евреи, татары) на протяжении всего рассмотренного периода среднее число потомков не достигало необходимого для простого воспроизводства. В Москве по данным о предпоследней возрастной когорте (1953-57 гг. рождения), национальности по величине \bar{k} 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 значения \bar{k} постепенно увеличивались. Доля инфертильных женщин (не имеющих рождений к концу репродуктивного периода) варьирует у русских от 8% (в предпоследней возрастной когорте) до 11% (в самой старшей когорте); у украинцев и татар – от 6 до 8%. В Петербурге по величине \bar{k} 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% до 13%, у украинок от 7 до 10%; у белорусок от 7 до 12%; евреек – от 14 до 20%. Столь большая доля женщин, не вносящих вклад в генофонд следующего поколения, означает, что инфертильность на сегодняшний день является важной 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 Петербурге, как и в Москве, у русских и у евреев на протяжении всего рассмотренного периода модальный класс распределения числа потомков приходится на «1»; у татар – на «2». Значения индекса I_f 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. Таким образом, можно сказать, что в рассмотренных мегаполисах процесс релаксации отбора в отношении той его компоненты, которая обусловлена дифференциальной плодовитостью, практически прекратился. А компонента, обусловленная дифференциальной плодовитостью, достигла минимальных значений.

Интенсивность *межгруппового отбора* за рассмотренный период в Москве сократилась на порядок (от 0,0214 для когорт довоенных годов рождения до 0,0026 для родившихся в 1958-1962 гг.); в Петербурге – в 2 раза (от 0,0180 до 0,0085). 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 за 1990-е годы, где число групп намного больше (к сожалению, с начала XXI в. этот источник более не существует). 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. Рис. 13 наглядно демонстрирует эффект межгруппового отбора в масштабах города, который в данном случае рассматривается как подразделенная система (*модель «изоляты»*) (см. рис. 1).

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. (По статистическим данным 1926 г. межэтнические различия в рождаемости и смертности в Москве были гораздо более выраженными, а коэффициент естественного прироста у татар был в 2 раза больше, чем у русских). Следует еще раз отметить, что выявленная дифференциация этнических групп по уровням естественного прироста отражает не

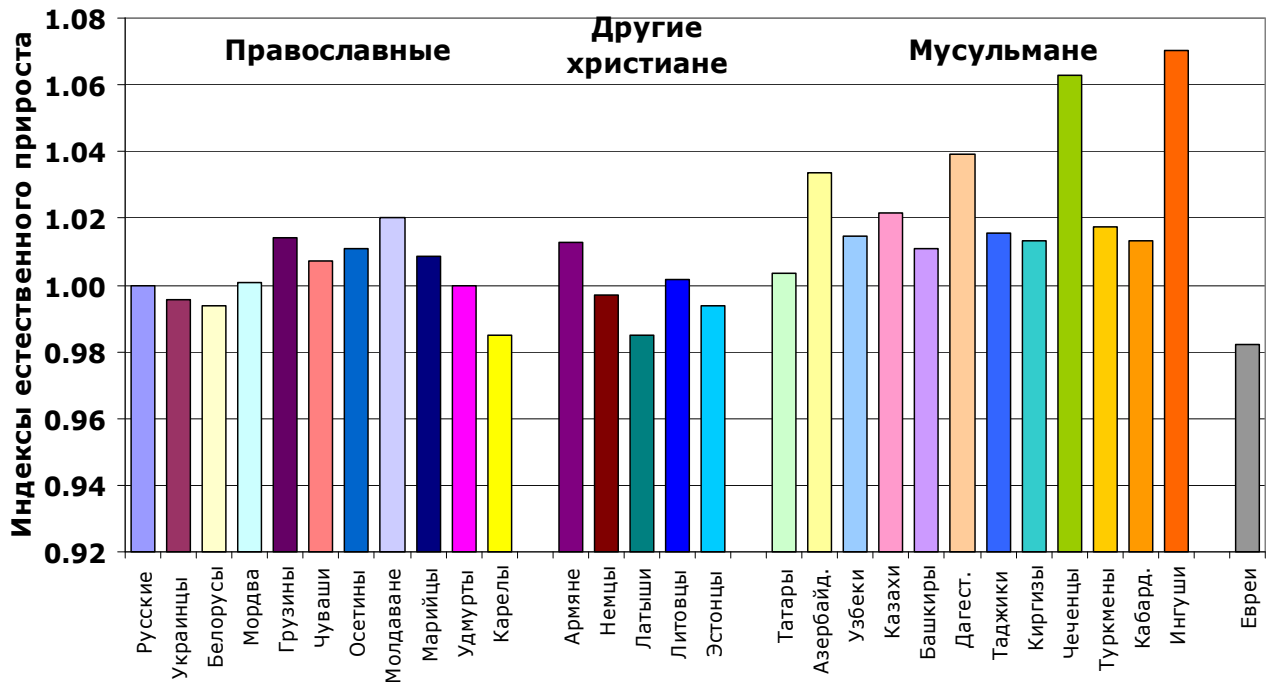


Рис. 13. Среднегодовые (с 1994 по 1999 г.) индексы естественного прироста этнических групп Москвы

различия в их биологической приспособленности, а влияние социо-культурных 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 абортов), но и более молодым возрастным составом (например, согласно данным Микрореприси 1994 г., средний возраст москвичей-азербайджанцев – всего 29,0 у мужчин и 23,7 лет у женщин) и повышенной долей лиц, состоящих в браке. С другой стороны, значительное превышение смертности над рождаемостью у евреев было связано не столько с малодетностью, сколько с пожилым возрастным составом (средний возраст 52,5 лет для мужчин и 56,2 для женщин), являющимся результатом более интенсивной эмиграции молодежи. 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 мегаполисе будет меняться. Результат проявится и на уровне генофонда всей многонациональной городской популяции в виде динамики изменчивости генных маркеров, аллельный состав и частоты которых имеют этнотерриториальную специфику.

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, полиэтнический состав населения, аутбредный тип брачной структуры, наличие внутренней подразделенности и межгруппового отбора; искусственная среда обитания, требующая адаптации к новым условиям.

Многие эти отличительные черты были присущи городским популяциям с момента их возникновения и носят общий характер, другие имеют пространственную и временную

специфику. Процессы естественного воспроизводства городского населения в исторической ретроспективе всегда носили нестабильный характер. Вначале основной причиной была высокая дорепродуктивная (особенно детская) смертность («город-Молох»), а на современном этапе – крайне низкая рождаемость. 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. 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. *«Урбанизированная популяция являет доселе не известный в природе модус эволюции вне связи с репродуктивным процессом и вне связи роста численности популяции с ростом ее приспособленности»* (Рычков, 1979).

Основным фактором популяционной динамики городов было и остается давление миграции, которое обеспечивает рост их населения, но также приводит к нестабильному состоянию генофондов: *«городская популяция – проточный пруд, вода в котором постоянно меняется, но очертания берегов сохраняются надолго»* (Алексеев, 1993). В терминах популяционной генетики это означает постоянное обновление генофонда за счет генов, привносимых мигрантами. Можно сказать, что городские популяции «перекачивают» межпопуляционное разнообразие и соседних, и дальних популяций – в свое – внутривидовое.

Характерной особенностью населения мегаполисов является несоответствие модели «большой панмиксной популяции», описываемой законом равновесия Харди-Вайнберга. Под покровом панмиксии скрывается иногда круг брачных связей, характерный в прошлом для сельского населения (*«инбридинг на колёсах»*). На смену существовавшей в большинстве старых городов «этнической топографии», приходит новая инфраструктура, создаваемая новыми волнами разноплеменных мигрантов и их консолидацией за счет положительной брачной ассортативности по этнодемографическим признакам.

Специфика российских крупных городов в том, что их население издавна было полиэтническим и поликонфессиональным. К концу XX в. Москва стала центром миграционного притяжения всех этнорегиональных групп населения прежнего СССР, а затем России и «ближнего зарубежья». Так что, строго говоря, не существует собственно «московского генофонда» – в нем представлены гены всего населения этой огромной территории. Для «новых» общин, еще не вполне интегрировавшихся в иноэтническую городскую среду, характерно предпочтение браков с «земляками» и тенденция к формированию «анклавов» на городской территории. Все же масштабы аутбридинга нарастают и максимальные его проявления характерны для русских женщин, потомки которых от смешанных браков в основном выбирают для себя национальность матери. Можно считать, что к такой популяции применимы обе социологические модели – *«плавильного котла»* и *«мультикультурализма»* и обе модели популяционной структуры – *«мегаполис»* и *«изоляты»* (см. рис. 1).

Относительно новыми особенностями городских популяций, связанными с доминированием искусственной среды и ее загрязнением, являются увеличение темпов мутационного процесса, ослабление отбора и его видоизменение вследствие появления новых эколого-генетических факторов, в том числе – продуктов питания и лекарственных средств. Можно сказать, что современный мегаполис в историческом плане представляет новую, непривычную для человека среду обитания (для нашей страны – 4 – 5 поколений).

Представленный анализ генетико-демографических процессов в городском населении выявил их несоответствие обоим критериям нормальности (Алтухов, 1989, 2003а) – генофонд коренных горожан не воспроизводится стабильно в последующих поколениях, а внутривидовое генетическое разнообразие растет за счет совокупного действия ряда факторов популяционной динамики (давления миграции, ослабления внутривидового отбора, наличия межгруппового отбора, увеличения темпов мутационного процесса), некоторые из которых способствуют увеличению генетического груза популяции. Это делает актуальным

разработку мер *генетической безопасности* – защиты генофонда популяции от неблагоприятного воздействия комплекса экологических и социальных факторов (Курбатова, 1998, 2001, 2005, 2012). К числу таких мер относятся не только контроль мутагенов окружающей среды и 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; проведение генетического мониторинга популяций (Курбатова, 2005, 2012; Курбатова, Победоносцева, 2012).

Результаты данного исследования могут быть положены в основу решения ряда актуальных научно-практических задач. При формировании генетических баз данных в целях медицинской генетики, профилактической и судебной медицины (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.

Методы демографической генетики дают уникальную возможность прогнозирования тенденций динамики генофонда под воздействием этнодемографических процессов, что 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). Очевидно, что межэтнические различия в темпах миграционного и естественного приростов обусловят в долговременной перспективе изменения этнического состава населения крупных городов (вариант прогноза для Москвы – Курбатова и др., 2002). В результате следует ожидать динамики в последующих поколениях изменчивости 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 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

выборки 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 актуальной разработку мер генетической безопасности, направленных на обеспечение воспроизводства здорового генофонда городского населения России.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых научных журналах из перечня ВАК:

1. **Курбатова, О.Л.** Роль миграционных процессов в формировании брачной структуры московской популяции. Сообщение 1. Возраст, место рождения и национальность вступающих в брак / О.Л. Курбатова, Е.Ю. Победоносцева, А.Г. Имашева // Генетика. – 1984. – Т. 20. – № 3. – С. 501 -511.
2. Кучер, А.Н. Популяционно-генетическое исследование дифференциальной плодовитости в городском населении/ А.Н. Кучер, **О.Л. Курбатова** // Генетика. – 1986. –Т.22. – № 2.–С. 304-311.
3. Алтухов, Ю.П. Популяционно-генетическое изучение дифференциальной плодовитости человека (на примере привычного невынашивания беременности). Сообщение 1. Обоснование подхода и анализ морфофизиологических и демографических признаков/ Ю.П. Алтухов, Ю.Е. Дуброва, К.М. Икрамов, А.Н. Кучер, **О.Л. Курбатова**, В.М. Сидельникова, А.А. Агаджанова //Генетика. – 1986. – Т. 22. – № 7. – С. 1207 -1212.
4. **Курбатова, О.Л.** Роль миграционных процессов в формировании брачной структуры московской популяции. Сообщение 2. Брачная ассортативность в отношении возраста, мест рождения и национальности супругов / О.Л. Курбатова, Е.Ю. Победоносцева // Генетика. – 1988. – Т. 24. – № 9. – С.1679-1688.
5. **Курбатова, О.Л.** Роль миграционных процессов в формировании брачной структуры московской популяции. Сообщение 3. Брачная ассортативность как фактор, противодействующий аутбридингу / О.Л. Курбатова, Е.Ю. Победоносцева // Генетика. – 1988. – Т. 24. – № 9. – С.1689-1695.
6. Алтухов, Ю.П. Проблема адаптивной нормы в популяциях человека / Ю.П. Алтухов, **О.Л. Курбатова** //Генетика. – 1990. – Т. 26. – № 4. – С. 583-598.
7. Тимаков, В.В. Значения индексов потенциального отбора для населения СССР/ В.В. Тимаков, **О.Л. Курбатова** // Генетика. – 1991. – Т. 27. – №5. – С. 928-937.
8. **Kurbatova, O.L.** Genetic demography of the Moscow population: migration, outbreeding and assortative mating. / O.L. Kurbatova, E.Yu. Pobedonostseva // Ann. Human Biol. – 1991. – V. 18. – № 1. – P. 31-46.
9. **Курбатова, О.Л.** Адаптивная норма и стабилизирующий отбор по антропометрическим признакам при рождении / О.Л. Курбатова, О.К. Ботвиньев, Ю.П. Алтухов // Генетика. – 1991. – Т.27. – № 7. – С. 1229-1240.
10. Дуброва, Ю.Е. Генетические аспекты временной динамики изменчивости морфофизиологических признаков новорожденных и их матерей/ Ю.Е. Дуброва, **О.Л. Курбатова**, О.Н. Холод //Генетика. – 1994. – Т. 30. – № 1. – С. 119-125.
11. Dubrova, Yu.E. Secular growth trend in two generations of the Russian population / Yu.E. Dubrova, **O.L. Kurbatova**, O.N. Kholod, V.D. Prokhorovskaya // Human Biology. – 1995. – V. 67. – № 5. – P. 755-768.
12. Булаева, К.Б. Генетико-демографическое исследование горских популяций Дагестана и мигрантов из них на равнину. Сравнение основных параметров приспособленности / К.Б. Булаева, **О.Л. Курбатова**, Т.А. Павлова, Г.Г. Гусейнов, И.Е. Бодя, С.М. Чарухилова, С.Х. Акхуев // Генетика.– 1995. – Т. 31. – № 9. – С. 1300-1307.
13. **Курбатова, О.Л.** Выявление адаптивного значения полиморфизма групп крови человека путем анализа совокупности признаков. Сообщение 1. Уровни гетерозиготности и разнообразие фенотипов в двух поколениях/ О.Л. Курбатова //Генетика. – 1996. – Т. 32. – № 7. – С. 996-1006.

14. **Курбатова, О.Л.** Генетико-демографические процессы в многонациональных популяциях/ О.Л. Курбатова, Е.Ю. Победоносцева //Успехи совр. генетики. – Вып. 20 / Ред. И.А. Захаров, Ю.Г. Рычков. – М.: Наука. – 1996. – С. 38-61.
15. **Курбатова, О.Л.** Генетико-демографические процессы в московской популяции в середине 90-х годов. Миграция и эмиграция как факторы изменения генетического разнообразия популяции / О.Л. Курбатова, Е.Ю. Победоносцева, Е.А. Свежинский //Генетика. – 1997. – Т. 33. – № 12. – С. 1688-1696.
16. Победоносцева, Е.Ю. Генетико-демографические процессы в московской популяции в середине 90-х годов. Анализ этногеографических параметров миграции: изоляция расстоянием/ Е.Ю. Победоносцева, Е.А. Свежинский, **О.Л. Курбатова** //Генетика. – 1998. – Т. 34. – № 3. – С. 423-430.
17. Свежинский, Е.А. Опыт исторической реконструкции генетико-демографической структуры московской популяции на рубеже XIX и XX веков./ Е.А. Свежинский, **О.Л. Курбатова** // Генетика. – 1999. – Т. 35. – № 8. – С. 1149-1159.
18. **Kurbatova, Olga L.** Strategies of Adaptation: Interpopulation Selection Differentials/ Olga L. Kurbatova, Elena Yu. Pobedonostseva and Vitalina A. Privalova. //J. Physiol. Anthropol. Appl. Human Sci. – 2005. – V. 24. –P. 363-365.
19. **Курбатова, О.Л.** Городские популяции: возможности генетической демографии (миграция, подразделенность, аутбридинг) / О.Л. Курбатова, Е.Ю. Победоносцева //Вестник ВОГиС. – 2006. – Т. 10. – № 1. – С. 155-188.
20. **Курбатова, О.Л.** Влияние демографических и экологических факторов на генофонд народонаселения России/ Курбатова О.Л. //Открытое образование. – 2006. – № 3. – С.23-25.
21. **Курбатова, О.Л.** Популяционно-генетическое исследование группы космонавтов и испытателей. Генетико-демографические показатели и иммуногенетические маркеры / О.Л. Курбатова, Е.Ю. Победоносцева, В.Д. Прохоровская, О.Н. Холод, А.Н. Евсюков, В.В. Богомолов, Ю.И. Воронков, Л.М. Филатова, О.Н. Ларина, Л.А.Сидоренко, В.В. Моргун, Р.Р. Каспранский, Ю.П. Алтухов //Генетика. – 2006. – Т. 42. – № 10. – С. 1415-1425.
22. **Курбатова, О.Л.** Временная динамика показателей естественного воспроизводства и параметров отбора в этнических группах России / О.Л. Курбатова, Е.Ю. Победоносцева //Вестник новых медицинских технологий. – 2009. – Т. XVI. – № 1. – С. 31 – 33.
23. **Курбатова, О.Л.** Изменчивость морфофизиологических и генетико-демографических признаков в группе детей с врожденными расщелинами губы и неба/ О.Л. Курбатова Ю.А. Васильев, А.С. Прудникова, Е.Ю. Победоносцева, В.С. Учаева, А.Ф. Верапатвелян, И.Г. Удина //Генетика. – 2011. – Т. 47. – № 11. – С. 1514 – 1522.
24. **Курбатова, О.Л.** Изменчивость параметров естественного воспроизводства и индекса Кроу в этнических группах Республики Дагестан/ О.Л. Курбатова, Е.Ю. Победоносцева, Ф.Р. Гургенова, К.Б. Булаева //Генетика. – 2012. – Т. 48. – №10. – С. 1221-1227.
25. Удина, И.Г. Пространственно-временная динамика частот врожденных расщелин губы и/или неба в Краснодарском крае/ И.Г. Удина, Ю.А. Васильев, Е.Ю. Победоносцева, А.С. Прудникова, А.Ф. Верапатвелян, О.В. Гуленко, **О.Л. Курбатова** //Кубанский научный медицинский вестник. – 2013. – №1 (136). – С. 171-175.
26. **Курбатова, О.Л.** Особенности генетико-демографических процессов в населении трех мегаполисов в связи с проблемой создания генетических баз данных / О.Л. Курбатова, Е.Ю. Победоносцева, А.С. Прудникова, В.М. Веремейчик, Л.А. Атраментова, И.С. Цыбовский, И.Г. Удина //Генетика. – 2013. – Т. 49. – № 4. – С. 513-522.

Коллективные монографии:

27. Безопасность России. Т. Безопасность и устойчивое развитие крупных городов / Ю.М. Лужков (рук. авт. кол-ва), К.Б. Норкин (гл. редактор), П.П. Макагонов, В.А. Байков, Н.П. Ващекин, Т.М. Говоренкова, Н.И. Зеленцова, В.Л. Иванников, В.Б. Карелин, **О.Л. Курбатова**, В.И. Лутков, Ф.Ф. Светик. – М.: МГФ "Знание", 1998. – 496 с.
28. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Ю.П. Алтухов (гл. редактор), Е.А. Салменкова, **О.Л. Курбатова**, Е.Ю. Победоносцева, Д.В. Политов, А.Н. Евсюков, О.В. Жукова, И.А. Захаров, И.Г. Моисеева, Ю.А. Столповский, В.А. Пухальский, А.А. Поморцев, В.П. Упельник, Б.А. Калабушкин. – М.: Наука, 2004. – 619 с.

Учебное пособие:

29. Экология человека. Учебное пособие. / Т.И. Алексеева, А.И. Козлов, **О.Л. Курбатова**, Б.Б. Прохоров, Б.А. Ревич, Ю.Г. Талаева, Р.В. Татевосов, В.В. Шакин. – М.: Изд-во МНЭПУ, 2001. – 440 с.

Статьи в других изданиях:

30. Алтухов, Ю.П. Наследственность человека и окружающая среда / Ю.П. Алтухов, **О.Л. Курбатова** // Наследственность человека и окружающая среда. (Ред. Ю.П. Алтухов). – М.: Наука, 1984. – С. 7-35.
31. **Курбатова, О.Л.** Генетико-демографические аспекты урбанизации / О.Л. Курбатова, Е.Ю. Победоносцева // "Адаптационные возможности человека в условиях больших городов" (Ред. О.А. Скарлато.) – Л.: АН СССР, ЗИН. 1988. – Сс.15-19.
32. **Курбатова, О.Л.** Проблемы генетической демографии и экологии города в программе ЮНЕСКО "Человек и Биосфера" / О.Л. Курбатова // Урбэкология. (Науч. совет по пробл. Биосферы). – М.: Наука. 1990. – С.77-86.
33. **Kurbatova, O.L.** Assortative mating among minority ethnic groups in Moscow and other large cities of the CIS. / Kurbatova O.L., Pobedonostseva E.Yu. // In: A.H. Bittles and D.F. Roberts (eds.), "Minority Populations", London, Macmillan Press Ltd. – 1992. – P. 241-256.
34. **Курбатова, О.Л.** Генетико-демографические процессы при урбанизации: миграция, аутбридинг и брачная ассортативность / О.Л. Курбатова, Е.Ю. Победоносцева // Наследственность человека и окружающая среда, вып. 2. (Ред. Ю.П. Алтухов). – М.: Наука, 1992. – С. 7-22.
35. **Курбатова, О.Л.** Этническая эндогамия и адаптация населения СССР в свете данных демографической генетики / О.Л. Курбатова, Е.Ю. Победоносцева, В.В. Тимаков // Эволюционная и историческая антропоэкология: Сб. научн. тр. (Научн. совет по пробл. биосферы. Ред. В.С. Преображенский, Т.И. Алексеева, Л.С. Белоконь) – М.: Наука, 1994. – С. 171-183.
36. **Курбатова, О.Л.** Брачная структура, дифференциальная плодовитость и смертность в многонациональных популяциях / О.Л. Курбатова, Е.Ю. Победоносцева // Женщина в аспекте физической антропологии. Матер. междунар. конф. "Женщина и свобода: пути выбора в мире традиций и перемен". – М.: Ин-т этнологии и антропологии РАН, 1994. – С. 162-170.
37. **Курбатова, О.Л.** Эколого-генетические проблемы населения г. Москвы / О.Л. Курбатова // Труды 4-х чтений памяти Н.Ф. Реймерса. – М.: Изд-во МНЭПУ, 1998. – С. 57-72.
38. **Курбатова, О.Л.** Современные социально-демографические процессы и проблема генетической безопасности городского населения России / О.Л. Курбатова // Доклады III Междунар. конф. "Экополис-2000: Экология и устойчивое развитие города". – М.: Изд-во РАМН, 2000. – С. 211-216.

39. **Курбатова, О.Л.** Эколого-генетические аспекты миграции / О.Л. Курбатова. // "Экология человека: от прошлого к будущему". Доклады Всерос. научн. конф. «Научные труды МНЭПУ». Вып.1. Сер.: «Экология». (Сост. Р.В. Татевосов.) – М.: Изд-во МНЭПУ, 2001. – С. 44-61.
40. **Курбатова, О.Л.** Этнодемографические процессы и генофонд народонаселения России / О.Л. Курбатова // Теория антропологии и ее методы: истоки и развитие. К 110-летию В.В. Бунака. В Бунаковские чтения. Тезисы докладов. Ч.1 (Под общей редакцией М.М. Герасимовой, Н.А. Дубовой). – М.: Старый сад, 2001. – С. 40-51.
41. **Курбатова, О.Л.** Влияние этноконфессиональных факторов на динамику генофонда населения Москвы./ О.Л. Курбатова, Е.Ю. Победоносцева, Е.А. Свежинский // Мусульмане изменяющейся России. М.: «Российская политическая энциклопедия» (РОССПЭН), 2002. – С. 142-172.
42. **Курбатова, О.Л.** Концепция адаптивной нормы и ее значение для антропогенетики / О.Л. Курбатова // Горизонты антропологии. Труды Межд. научн. конф. памяти акад. В.П. Алексеева. – М.: Наука. 2003. – С. 464-474.
43. **Курбатова, О.Л.** Концепция генетической безопасности / О.Л. Курбатова // 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.
44. **Курбатова, О.Л.** Демографическая генетика мегапопуляций: изменчивость параметров отбора / О.Л. Курбатова, Е.Ю. Победоносцева, В.А. Привалова // 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.
45. **Курбатова, О.Л.** Загрязнение окружающей среды и проблема генетической безопасности населения мегаполиса/ О.Л. Курбатова, Е.Ю. Победоносцева // Наука и технологии в промышленности. – 2010. – №1. – С. 79-86.
46. **Курбатова, О.Л.** Проблема релаксации естественного отбора в популяциях человека / О.Л. Курбатова // Чарльз Дарвин и современная наука. Материалы межд. конф. «Чарльз Дарвин и современная биология» (21-23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург) и «Теория эволюции: между наукой и идеологией. Историко-научные и философско-методологические проблемы эволюционизма» (23-25 сентября 2009 г., Санкт-Петербург). – СПб, 2010. – С. 221-227.
47. Удина, И.Г. Применение генетико-демографических подходов к оценке риска рождения детей с расщелинами губы и неба в Краснодарском крае/ И.Г. Удина, Ю.А. Васильев, В.С. Учаева, Е.Е. Текуцкая, Е.Ю. Победоносцева, А.С. Прудникова, Н.И.Быкова, Е.Е. Брещенко, А.Ф. Верапатвелян, **О.Л. Курбатова.** // Наука Кубани. – 2011. – №3. – С. 35-43.
48. **Курбатова, О.Л.** Концепции популяционной генетики Ю.П. Алтухова и демографические проблемы современной России / О.Л. Курбатова, Е.Ю. Победоносцева // Проблемы популяционной и общей генетики: Материалы Международной конференции, посвященной памятной дате – 5-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. Белокопя) – М.; СПб. : Нестор-История, 2012. – С.230-243.
49. Удина, И.Г. Проблема создания референтных баз данных для ДНК-идентификации в связи с генетико-демографическими процессами в современных мегаполисах / И.Г. Удина, **О.Л. Курбатова**, В.М. Веремейчик, Е.Ю. Победоносцева, А.С. Прудникова, Л.А. Атраментова, И.С. Цыбовский // 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. Белокопя). — М.; СПб.: Нестор-История, 2012.– С. 260-270.

50. Прудникова, А.С. Роль этнокультурных барьеров в формировании брачной структуры населения мегаполисов / А.С. Прудникова, **О.Л. Курбатова**, Е. Ю. Победоносцева, И.Г. Удина // Культурные границы и границы в культуре: Материалы конференции молодых ученых. Москва, 5–7 декабря 2012 г. – М.: ИЭА РАН, 2013. – С. 262-272.

Тезисы (избранные):

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

52. Свежинский, Е.А. Этническая топография и структура браков населения Москвы в XIX и XX вв./ Е.А Свежинский., Е.Ю. Победоносцева, **О.Л. Курбатова** // III Конгресс этнографов и антропологов России. – Тез. докл. М., 1999. – С. 197-198.

53. **Курбатова, О.Л.** Современный мегаполис – «плавильный котел» или система анклавов? Взгляд генетика / О.Л. Курбатова, Е.Ю. Победоносцева // VIII Конгресс этнографов и антропологов России: тезисы докладов. – Оренбург, 1-5 июля 2009 г. (редколл.: В.А. Тишков и др.). – Оренбург: Издательский центр ОГАУ, 2009. – С. 151.

54. **Курбатова, О.Л.** Демографическая генетика – ключ к пониманию популяционной структуры/ О.Л. Курбатова //Медицинская генетика. – Материалы VI Съезда Российского общества медицинских генетиков. – Ростов-на-Дону, 14-18 мая 2010 г. – С. 99-100.

55. **Курбатова, О.Л.** Концепция генетической безопасности для современной России / О.Л. Курбатова // 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.

56. **Курбатова, О.Л.** У истоков демографической генетики в России / О.Л. Курбатова // Проблемы генетики населения и этнической антропологии. Тезисы межд. конф., посвященной памяти генетика и антрополога Ю.Г. Рычкова. – М.: ИОГен РАН, 2013. – С. 28.

57. **Курбатова, О.Л.** Этническая дифференциация параметров естественного воспроизводства населения мегаполисов / Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю. // X Конгресс этнографов и антропологов России: Тезисы докладов. Москва, 2-5 июля 2013 г. (редколл.: М.Ю. Мартынова и др.). – М.: ИЭА РАН, 2013.– С. 236-237.

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. Белоконову 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».