

ГЕНЕТИКО-ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ КОРЕННЫХ НАРОДОВ СИБИРИ В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМАМИ МИКРОЭВОЛЮЦИИ

Т.В. Гольцова^{1,2}, Л.П. Осипова¹

¹ Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия,
e-mail: ludos@bionet.nsc.ru; ² Государственное учреждение научно-исследовательский
институт биохимии СО РАМН, Новосибирск, Россия, e-mail: ibch@soramn.ru

Рассмотрены основные характеристики сибирских популяций: численность и ее динамика, эффективный размер, изменения территории и субпопуляционной структуры, межэтнические браки, миграция, оценка инбридинга по родословным, изонимии и моделям миграции, значения индекса Кроу, связь гетерозиготности с репродукцией. Показано, что большая часть сибирских популяций с момента завершения их формирования характеризуется относительной молодостью (несколько столетий), изменчивостью территориальной подразделенности, малым эффективным размером субпопуляций, традиционными браками с соседними народами. Перевод на оседлость многих кочевых народов в середине XX века привел к ассимиляции пришлым населением, в первую очередь, малочисленных народностей Сибири (энцев, тофаларов, юкагиров, кетов, азиатских эскимосов, удэгейцев и др.). Показано, что данный процесс протекает неравномерно в пространстве и времени. Наибольшей сохранностью характеризуются в настоящее время тувинцы, якуты, буряты, тундровые ненцы, северные ханты. Индекс потенциального естественного отбора имеет тенденцию к снижению во времени благодаря резкому снижению детской смертности и расширению практики контроля размеров семьи. Рассмотрены некоторые проблемы интерпретации факторов микроэволюции сибирских популяций с точки зрения генетической демографии.

Введение

В XX веке были заложены основные подходы к изучению ведущих факторов микроэволюции популяций человека: миграций, генного дрейфа, естественного отбора, мутаций. Еще в 1950–1970-е гг. было показано, что генетико-демографические параметры структуры популяций человека могут в значительной мере определять или отражать действие факторов микроэволюции (Wright, 1951, 1965; Crow, 1958; Kimura, Weiss, 1964; Crow, Mange, 1965; Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971; Kimura, Ohta, 1971; Ли, 1978).

Генетико-демографическая структура популяции включает следующие основные характеристики и их изменение во времени:

1. Численность популяции.
2. Территориальная подразделенность (наличие субпопуляций).
3. Миграция извне и между субпопуляциями.

4. Половозрастная структура.
5. Структура браков.
6. Репродукция: репродуктивный и эффективный объемы популяции, границы репродуктивного периода мужчин и женщин, длина поколения, исходы беременностей у женщин (живо- и мертворождение, спонтанные и медицинские аборт), смертность в дорепродуктивном возрасте, контроль размера семьи, частота бесплодных браков.
7. Частота родственных браков и их типов, оценка коэффициента инбридинга по родословным.
8. Родовой и/или фамильный состав популяции, краткая характеристика происхождения родов, их этническая принадлежность, длительность их существования, оценка коэффициента родства по изонимии.
9. История формирования популяции: ориентировочная дата ее формирования, характеристика основателей (численность, возмож-

ное кровное родство между ними, количество исходных родов или родоплеменных групп, их этническая принадлежность).

Указанные параметры и характеристики генетико-демографической структуры могут быть использованы как для прямой оценки факторов микроэволюции, так и косвенно – для интерпретации результатов оценки этих факторов, полученных другими методами.

Исследования на основе методов генетической демографии структуры популяций человека, сохранивших традиционный уклад жизни охотников-собирателей (так называемых нативных популяций), получили широкое распространение за рубежом с середины XX века (Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971; Ли, 1978; Current developments..., 1980). В СССР и России большой вклад в изучение генетики популяций человека с использованием методов генетической демографии внесли Ю.Г. Рычков, Р.И. Сукерник, Е.К. Гинтер, В.П. Пузырёв, О.В. Жукова, О.Л. Курбатова, Л.Л. Соловечук, А.Н. Кучер и другие исследователи, работы которых будут рассмотрены в данном обзоре.

В 1960–1970-е гг. многие народы Сибири еще сохраняли черты традиционного уклада жизни и эволюционно сложившуюся популяционную структуру, что делало их пригодными для изучения факторов микроэволюции. Однако позднее традиционный уклад многих коренных народов уже находился на стадии разрушения, что приводило к значительному изменению их популяционной структуры и тем самым затрудняло интерпретацию результатов, полученных методами молекулярной генетики. В публикуемых работах по генетической структуре современных популяций зачастую не оценивается, в какой мере и полноте выборка отражает эволюционно и исторически сложившееся генетическое разнообразие, свойственное популяции до начала социальных преобразований. Знание генетико-демографической структуры популяций человека позволяет более корректно решать сложные задачи, связанные с реконструкцией процессов не только микроэволюции, но также фило- и этногенеза.

Целью настоящего обзора является привлечение внимания широкого круга ученых (генетиков, антропологов, этнографов, ар-

хеологов и др.) к генетико-демографическим исследованиям популяций коренных народов Сибири, основным тенденциям изменения их структуры, обозначение существующих проблемы в интерпретации результатов генетических исследований микроэволюции сибирских популяций с точки зрения генетической демографии.

В настоящее время на территории Сибири, Алтая и Дальнего Востока проживает четыре десятка коренных народов (Всероссийская перепись населения, 2002 г. www.demoscope.ru/weekly/ssp/rus2002_02.php). Рассмотрим основные характеристики популяций коренных жителей этих регионов, которые в дальнейшем для краткости будем называть сибирскими популяциями.

Численность сибирских популяций в настоящем и на предыдущих этапах их истории

Численность популяции, степень и длительность ее изоляции определяют возможные эффекты генного дрейфа как одного из важных факторов микроэволюции. Численность коренных народов Сибири различается на несколько порядков величин и колебалась, например в 2002 г., в пределах от 237 чел. (энцы) до 445175 чел. (буряты) (табл. 1). В Сибири проживает только 3 популяции коренных жителей, насчитывающих более 200 тыс. человек: тувинцы, буряты и якуты. 10 популяций имеют численность в пределах 11–75 тыс. чел. Большая часть коренных народов Сибири (25 малочисленных народностей) не превышает 10 тыс. чел., их средняя численность в 2002 г. была равна 2690 чел.

По динамике численности с момента формирования до настоящего времени сибирские популяции могут быть отнесены к растущим, к исчезающим или к относительно стабильным. Например, у якутов численность возросла с 40 тыс. чел. в середине XVII века до 245 тыс. чел. к концу XIX и 443852 чел. к началу XXI века (Скобелев, 2001; Всероссийская перепись населения, 2002). Численность манси и чукчей увеличилась почти вдвое: манси – с 6095 чел. в 1897 г. до 11432 чел. в 2002; чукчи – с 8–9 тыс. чел. в XVII в. до 15767 чел. в 2002 г. (Патканов, 1912; Долгих, 1960; Всероссийская перепись

Таблица 1

Численность коренных жителей Сибири на территории Российской Федерации
в 1989 и 2002 гг.

№ п/п	Народность	Численность в 1989 г.*	Численность в 2002 г.**
1	2	3	4
Западная Сибирь			
1	Кеты	1084	1494
2	Манси	8279	11432
3	Ханты	22283	28678
4	Коми	336309***	293406***
5	Нганасаны	1262	834
6	Энцы	198	237
7	Ненцы (включая европейских)	34190	41302****
8	Селькупы	3564	4249
9	Долганы	6584	7261
10	Чулымцы	–	656
11	Татары сибирские	–	9611
Всего			88852
Алтай			
12	Алтайцы	69409	67239
13	Алтайцы южные – теленгиты	–	2399
14	Алтайцы южные – телеуты	–	2650
15	Алтайцы северные – кумандинцы	–	3114
16	Алтайцы северные – челканцы	–	855
17	Алтайцы северные – тубалары	–	1565
18	Шорцы	15745	13975
Всего			91797
Восточная Сибирь			
19	Тувинцы	206160	243442
20	Тувинцы-тоджинцы	–	4442
21	Тофалары	722	837
22	Буряты	417425	445175
23	Юкагиры	1112	1509
24	Якуты	380242	443852

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4
25	Эвенки	29901	35527
26	Эвены	17055	19071
27	Хакасы	78500	75622
Всего			1269477
Дальний Восток			
28	Чукчи	15107	15767
29	Азиатские эскимосы	1704	1750
30	Алеуты	644	540
31	Коряки	8942	8743
32	Нанайцы	11883	12160
33	Нивхи	4631	5162
34	Орочи	883	686
35	Удэгейцы	1902	1657
36	Ульта (ороки)	179	346
37	Ульчи	3173	2913
38	Негидальцы	587	567
39	Ительмены	2429	3180
Всего			53471
Итого			1503597

* Всесоюзная перепись населения, 1989 г. http://demoscope.ru/weekly/ssp/rus_nac_89.php; ** Всероссийская перепись населения, 2002 г. www.demoscope.ru/weekly/ssp/rus2002_02.php; *** Дана численность коми по РФ, в Сибири коми довольно компактно проживают в Ямало-Ненецком автономном округе, где их численность невелика (точных данных нет); **** В Сибири проживает 24,4 тыс. тундровых ненцев (Ненцы, <http://www.narodru.ru/peoples1251.html>).

населения, 2002). Численность тундровых ненцев Сибири выросла с 5 тыс. чел. в XVII в. (Долгих, 1960, 1970) до 24,4 тыс. чел. в настоящее время. Напротив, численность юкагиров сократилась с 4500 в 1690-е гг. (Гурвич, 1966, 1982) до 1509 чел. в 2002 г.; энцев (в тот же период) – с 900 до 237 чел. (Долгих, 1960; Всероссийская перепись населения, 2002), алеутов – с 16 тыс. чел. в начале XVIII до 2 тыс. чел. в 1867 г. (Алеуты, http://www.acdi-cida.ru/cida_inform/chronika/august/08_45.html#13). В настоящее время в России живет 540 алеутов на Командорских островах, в США – немногим более 2 тыс. чел. Популяция нганасан Таймыра, по-

видимому, никогда за свою историю (XVII–XX вв.) не превышала 1 тыс. чел. (Долгих, 1952). Тофалары также были немногочисленны: в 1837 г. – 431 чел., в 1914 г. – 447 чел. (Дыренкова, 1963). Их современная численность приблизилась к 1 тыс. чел., что обусловлено, прежде всего, ростом числа метисов в связи с ассимиляцией русским населением.

Численность народов Сибири и Дальнего Востока составляла 200 тыс. чел. в XVII веке (Долгих, 1960), в 1897 г. – 822 тыс. чел. (Патканов, 1912). На этом основании Скобелев, 2001 (www.kyrgyz.ru/?page=271) делает заключение о приблизительно 4-кратном

увеличении численности сибирских народов XVII–XIX вв. Кроме естественного прироста на численность населения Сибири существенно влияли миграция из других регионов, а также изменение границ государства, которое влекло за собой либо вхождение, либо выход из состава России отдельных территорий и народов: например, вхождение южного Алтая и Тувы, выход Аляски. К началу XXI века численность коренных сибирских народов составляла около 1,5 млн чел.

Естественно предполагать, что в популяциях с наименьшей численностью велико значение генного дрейфа, ведущего к снижению генетического разнообразия. Однако эффекты дрейфа зависят от времени существования популяции («возраста» популяции), ее территориальной подразделенности, а также длительности и степени изоляции.

«Возраст» современных сибирских популяций

История происхождения современных сибирских популяций уводит нас, как правило, в глубокую древность. Однако в популяционной генетике человека важно соотношение понятий «популяция» и «этническая группа» (народность). Модифицируя классическое определение популяции применительно к человеку, под популяцией можно понимать совокупность индивидов, в течение длительного времени населяющих определенную территорию, имеющих общий генофонд, отделенную от соседних популяций брачной и языковой изоляцией. С этой точки зрения «возраст» современных сибирских популяций может быть ограничен моментом завершения формирования этнической группы (народности) и ее расселения на определенной территории. Определение «возраста» популяции в указанном понимании заслуживает совместного рассмотрения этнографами и генетиками. Грубые его оценки можно получить на основании изучения этнографических источников. Известно, например, что этногенез якутов завершился к XVI веку (Гоголев, 1993), тундровых ненцев Сибири – в XVI–XVII вв. (Долгих, 1970; Васильев, 1979), эвенков – к XVII в. (Туголуков, 1982). Северные селькупы сформировались в XVIII в. (Пелих, 1972), нганасаны – к сере-

дине XVIII–началу XIX вв. (Долгих, 1952), тувинцы – к XIX в. (Потапов, 1969; Сердобов, 1971), долганы – к концу XIX–началу XX века (Долгих, 1963). Юагиры, чукчи, коряки, азиатские эскимосы являются одними из самых древних популяций на территории Сибири. Они сформировались задолго до прихода русских, поэтому установление «возраста» этих популяций весьма затруднительно. Например, на основании археологических исследований сложившаяся древняя корякская культура насчитывает более 1 тыс. лет (Васильевский, 1971), а этногенез чукчей завершился в первой половине II тысячелетия н.э. (Вдовин, 1965).

Таким образом, несмотря на то, что Сибирь была заселена человеком много тысячелетий назад, «возраст» многих современных сибирских популяций, за исключением северо-восточных народов, составляет несколько сотен лет.

Субпопуляционная структура и ее динамика

Для изучения микроэволюции популяций имеет значение их внутренняя подразделенность на частично изолированные территориальные группы (субпопуляции), внутри которых браки заключаются чаще, чем с другими субпопуляциями. Ю.Г. Рычков (1986) рассматривал как генетически значимое любое историческое событие общей или локальной общественной истории, например, изменение эффективного размера популяции или увеличение подвижности населения, которое отразится на величине эффективной миграции. Динамика территориальной подразделенности также имеет большое влияние на генный дрейф и выбор методов его оценки на основе генетической демографии. В генетико-демографических исследованиях нами не обнаружено обобщенного анализа этого вопроса. Между тем, известно, что одни коренные народы характеризовались относительной стабильностью субпопуляционной структуры, у других она претерпевала периодические изменения. Нивхи Нижнего Амура и Сахалина проживали в 1970-е гг. в более чем 70 малочисленных поселках, объединенных на основании изучения брачной структуры в 9 субпопуляций

(Бахолдина, Шереметьева, 1989). Анализ переписей 1897, 1912 и 1926 гг. позволил авторам сделать заключение о большой стабильности субпопуляционной структуры нивхов на протяжении длительного времени. Нганасаны Таймыра подразделяются в настоящее время на три субпопуляции (поселка), которые сохранили преемственность в территориальном расселении в прошлом представителей авамского и вадеевского племени, а также отдельных их родов (Долгих, 1952; Гольцова, 1981). Удэгейцы, начиная с XVII в., до перехода на оседлость жили рассеянно по Уссурийской тайге. В XIX в. у них насчитывалось 8 территориальных групп, в конце 1960-х гг. оставалось 2 поселка, Агзу и Красный Яр, компактного проживания удэгейцев в Приморье. Остальные удэгейцы расселились отдельными семьями в 5 поселках Хабаровского края (Воронина, 1975).

Реконструкция субпопуляционной структуры сибирских народов в XVII–XIX вв. является весьма сложной задачей. Известно, что в этот период на уровне уже сформировавшихся этнических групп продолжались процессы освоения ими территорий, проходившие порою в конкурентной борьбе и в поисках более благоприятных для промыслов мест обитания. В середине XVII в. в связи с оскудением численности пушного зверя ненцы откочевали на территории энцев (низовья р. Таз), вытеснили последних с Гыданского п-ва, низовий Енисея с его западными притоками, бассейна р. Таз на нижний Енисей и его восточные притоки (Долгих, 1970) и на протяжении XVIII в. закрепились на новых территориях. В советское время в связи с образованием колхозов и раскулачиванием в 1930–1940-е гг. отмечены массовые перекочевки (бегство) тундровых ненцев с Ямала на Гыдан, с Гыдана за Енисей и обратно (Аксянова и др., 2003). В XX веке изменения маршрутов кочевок тундровых ненцев Сибири были связаны с освоением месторождений нефти и газа на Ямале, Гыдане и других территориях. Описание динамики субпопуляционной структуры тундровых ненцев Сибири с выделением их основных относительно стабильных кочевий или поселений в генетических исследованиях нами не обнаружено.

Юагиры, заселившие некогда обширные пространства между низовьями р. Лена на западе и р. Анадырь на востоке, Северным Ледовитым океаном на севере и верховьями рек Яны, Индигирки и Колымы на юге, резко сократили свою территорию в XVII–XVIII вв. С востока их теснили чукчи-оленеводы. В низовьях Индигирки, Алазеи и Колымы стали вести промысел русские промышленники. С юга их земли заселялись эвенками, а позднее и якутами. В настоящее время в Якутии осталось только два поселка, в которых проживают юагиры, Андриюшкино Нижнеколымского района (тундровые юагиры) и Нелемное Верхнеколымского района (таежные юагиры) (Народы Сибири, 1956; Долгих, 1960; Посух, 1992). Значительное уменьшение территории, занимаемой юагирами, свидетельствует об изменении их субпопуляционной структуры.

Массовое и почти одновременное сокращение числа территориальных подразделений коренных сибирских народов характерно в большей мере для XX века и связано в основном с переводом кочевников на оседлость, сопровождающимся увеличением размеров поселений, что с неизбежностью должно было снизить интенсивность генного дрейфа. Например, у коряков при уровне общей численности 7,5 тыс. чел. количество поселений постоянно сокращалось: в период 1897–1926 гг. со 123 до 92, а в 1975 г. их оставалось 28. Напротив, размер поселения коряков увеличивался – с 60 чел. в 1897 до 271 чел. в 1975 г. (Шереметьева, Горшков, 1982). Причем в современных поселках совместно проживают как береговые, так и оленные коряки, в отличие от береговых и оленных чукчей, у которых еще сохранилось раздельное проживание (Соловечук и др., 1985б).

Если в прошлом прибрежные поселения чукчей и азиатских эскимосов были раздельными и насчитывали до 20 яранг, а стойбища чукчей-оленеводов – до 10 яранг, то современные прибрежные поселки (Уэлен, Лаврентия и Лорино) имеют сотни жителей (например, в поселке Уэлен – около 1 тыс. чел.), причем в них с конца 1950-х гг. нередко чукчи и эскимосы проживают в одних и тех же поселениях (Сукерник и др., 1986а, б). Если в конце XIX в. азиатские эскимосы проживали более чем в 10 поселках на побе-

режье Чукотского полуострова (Арутюнов и др., 1982), то в 1982–1985 гг. из них сохранились только Новое Чаплино, Сиреники и Уэлькаль. Отдельные семьи эскимосов из бывшего пос. Наукан проживают в посёлках Уэлен, Лаврентия и Лорино (Вибе, 1992).

Эвенки Средней Сибири (бассейн Нижней и Подкаменной Тунгуски, верховьев и среднего течения Вилюя и его притоков) при формировании новых поселковых территориальных подразделений в советский период на момент их изучения в 1959–1971 гг. сохраняли преемственность в расселении по 16 микропопуляциям, средний размер которых был равен примерно 100 чел. (Рычков и др., 1974б).

Таким образом, можно сделать заключение, что современные сибирские популяции на протяжении своей истории характеризовались довольно высокой подвижностью в расселении, что дает основание рассматривать периодическое изменение их субпопуляционной структуры как один из факторов, влияющих на генетическую дифференциацию на уровне популяций и субпопуляций. Нечто подобное обнаружено при изучении истории формирования деревень индейцев макиритаре на протяжении 60 лет, на основе которого описан механизм «слияния и распада» деревень как один из факторов генетической дифференциации субпопуляций (Ward, Neel, 1970). В советский период изменения субпопуляционной структуры сибирских народов носили нередко драматический характер.

Смешение сибирских народностей друг с другом и с пришлым населением как отражение миграции в популяцию извне

Миграция в популяцию извне (внешняя миграция) и между субпопуляциями (внутренняя миграция) является важным фактором, противостоящим генному дрейфу. Ю.Г. Рычков (1982) различал интенсивность миграции и ее генетическую эффективность. При одинаковой интенсивности генетическая эффективность миграции тем больше, чем больше генетическое разнообразие мигрантов извне. При оценке генного дрейфа по моделям миграции оценивают

эффективную миграцию как производную величину от внешней и внутренней миграции. Сибирские коренные народы с момента завершения своего формирования на протяжении всей последующей истории либо обменивались брачными мигрантами с соседними этническими группами, либо ассимилировали их. Так, уже сформировавшаяся к XVI в. популяция якутов частично ассимилировала тунгусов и юкагиров в процессе расселения в XVII–XVIII вв. на север и северо-восток (Гоголев, 1993). Эвены XVII–XIX вв. в ходе расширения своей территории в том же направлении ассимилировали ослабленных эпидемиями юкагиров и коряков (Туголуков, 1982). К концу XX в. эвены трех субпопуляций на территории Якутии (Березовка, Себян-Кюэль, Андриюшкино) оказались частично смешанными с якутами, чукчами и пришлым населением. Достаточно удаленное взаимное положение трех указанных субпопуляций эвенов по частотам генов групп крови, белков и ферментов в пространстве двух первых главных компонент объясняется не только их географической изолированностью друг от друга, но также существованием этих субпопуляций в различном этническом окружении, с которым они в разной степени смешаны (Посух и др., 1990а, б).

Одной из причин брачной миграции между сибирскими популяциями являлось не только их территориальное соседство, но и существование норм родовой экзогамии, ограничивающих выбор брачного партнера в своей популяции. Это показано, например, для эвенов и юкагиров (Карафет и др., 1994), нганасан и энцев (Долгих, 1962; Гольцова и др., 2005).

В советский период, начиная с 1930-х гг. (образование колхозов) и особенно в 1960-е гг., государство проводило целенаправленную политику перевода кочевого населения на оседлость. Мелкие поселения, к которым были причислены некогда кочевники, объединялись в более крупные, значительная часть населения переселялась в поселки, а территории кочевков сокращались. Переход на оседлость протекал в регионах Сибири неравномерно. Если, например, тофалары перешли на оседлость в 1920–1930-е гг. (Кривоногов, 1998), у нганасан

этот процесс полностью завершился к 1990 г. (Гольцова, 1998), то у ненцев Самбургской тундры в 1992–1994 гг. 50 % семей еще вели кочевой образ жизни (Посух и др., 1996), а у ненцев Ямала он был в значительной мере сохранен к 2000 г. (Аксянова и др., 2003).

Переход кочевых народов на оседлость и проживание в смешанных по этническому составу поселках привели к резкому увеличению частоты смешанных браков и доли метисов, в первую очередь, с пришлым населением. Уровень метисации современных сибирских популяций в прошлом и настоящем представлен в таблице 2. Частота межэтнических браков в популяциях колеблется в широких пределах: от 0 до 85,1 %. Наименьшая частота смешанных браков характеризует тувинцев (до 3 %), якутов (21–26 %), северных хантов (23 %), некоторые поселки южных алтайцев (Мендур-Соккон, 3 %). По состоянию на 1990-е гг. наиболее метисированными этносами (более половины смешанных браков) являются энцы, тофалары, юкагиры, кеты, азиатские эскимосы и удэгейцы. Доля браков с пришлым населением в этих популяциях также наиболее высока: у кетов и тофаларов – по 50 %, нганасан – 32 %. Динамика частоты межэтнических браков у сибирских народов существенно различается. Например, южные селькупы (бассейн Средней Оби) давно были крещены и постепенно ассимилированы русским населением, особенно активно в XIX–XX вв., причем ассимиляция коснулась даже самых удаленных поселений селькупов в бассейнах Тьма и Кети (Пелих, 1972). Тофалары в 1920-е гг. еще оставались изолятом. Частота смешанных браков у северных хантов в прошлом (XVIII–XIX вв.) была также невелика – 7 %, в то время как энцы вступали в смешанные браки еще в XIX в., и в 1926 г. они были в значительной мере смешаны, в первую очередь, с ненцами и нганасанами (57 % смешанных браков) и лишь в малой степени с пришлым населением (1 %) (Долгих, 1962). Ассимиляция юкагиров началась еще в XVII в. сначала тунгусами и якутами, частично чукчами, а чуть позднее – русскими (Народы Сибири, 1956). Исследования частоты смешанных браков юкагиров к концу 1990-х гг. позволили сделать заключение об опасности полного исчезновения данной этнической группы (Посух, 1992).

Известно, что нганасаны с момента своего формирования и до середины XX века сохраняли относительную брачную изоляцию от других народов, кроме энцев. Показано, что с 1796 по 1976 гг. индекс эндогамности нганасан находился в пределах 74–88 %, а к 1991 г. снизился до 42 %. При образовании колхозов и совхозов и консолидации кочевого населения вокруг поселков территории кочевков сократились, что привело к изоляции расстоянием нганасан с энцами и прекращению браков с ними. Одновременно изменился этнический состав брачных партнеров нганасан: в поселках со смешанным населением в процессе перехода на оседлость (конец 1960-х–начало 1990-х гг.) наблюдался резкий рост частоты смешанных браков нганасан с долганями и пришлым населением. Смешение с пришлым населением у нганасан происходило асимметрично по полу: в смешанные браки и внебрачные связи с последующим рождением детей вступали почти исключительно женщины–нганасанки, в то время как мужчины–нганасаны репродуктивного возраста, не вступившие в браки с соплеменницами, оставались холостыми. Число холостяков выросло в 1976–1991 гг. почти в 10 раз (Гольцова и др., 2005). Аналогичная нганасанам асимметрия по полу в структуре смешанных браков выявлена и у кетов (Кривоногов, 1998). Значение результатов изучения динамики брачной миграции извне у нганасан заключается в том, что это позволило на основе генеалогического анализа и типирования маркеров мтДНК (ГВС-1) корректно реконструировать митохондриальный генофонд нганасан. Показано, что неожиданно высокая частота западно-евразийских гаплогрупп мтДНК (20,4 %) в типичной северомонголоидной популяции нганасан объясняется длительной практикой браков нганасан с энцами (Гольцова и др., 2005).

На основании изучения генетико-демографической структуры популяции лесных ненцев в 1975–1979 гг., когда они еще вели традиционный образ жизни, установлено наличие брачной миграции извне со стороны тундровых ненцев, хантов и селькупов в периферийные субпопуляции лесных ненцев (Абанина, Сукерник, 1980; Абанина, 1982, 1983). Показано, что дифференциальная миграция извне является одним из факторов, обуславливающих значительную ва-

Таблица 2

Доля смешанных браков и метисов в сибирских популяциях

Народность	Год или период	Доля метисов, %	Доля смешанных браков (в том числе с пришедшим населением), %
1	2	3	4
Западная Сибирь			
Авамские нганасаны ¹	1796	–	16,2 (0,0)
Авамские нганасаны ¹	1926	–	14,9 (0,0)
Авамские нганасаны ¹	1976	–	29,4 (9,4)
Авамские нганасаны ¹	1991	–	57,5 (31,9)
Авамские и вадеевские нганасаны ²	1994	56,5	47,6(–)
Энцы ³	1926	–	56,6 (1,3)
Энцы ⁴	1991–1992	77,7	85,9 (27,2)
Ненцы ⁵ (Самбургская тундра)	1992–1994	31,0	≈ 35,0 (10,0)
Северные ханты ⁶	XVIII–XIX вв.	–	7,0
Северные ханты ⁷ (Шурышкарский р-н, Овгортский с/с)	1982–1984	–	22,7 (11,0)
Северные ханты ⁸ (Шурышкарский р-н)	2000–2002	19,8 (15,3)	35,3 (28,4)
Кеты ⁹	1930-е	–	11,9 (1,9)
Кеты ⁹	1960-е	–	31,2 (7,5)
Кеты ⁹	1991–1993	61,2	58,9(50,2)
Кеты ¹⁰	1993–1997	60,5	–
Тофалары ¹¹	1920-е	0,0	0,0
Тофалары ¹¹	1945–1964	–	32,1 (28,6)
Тофалары ¹¹	1985	61,3*	82,0 (54,0)
Тофалары ¹¹	1994	69,6*	85,1 (50,0)
Чулымцы ¹¹	1996	–	55,4 (42,9)
Алтай			
Южные алтайцы ¹² (с. Кулада)	1951–1998	–	3,5 (0)
Южные алтайцы ¹² (с. Бешпельтир)	1951–1998	–	22,6 (4,7)
Южные алтайцы ¹³ (Мендур-Соккон)	1993	7,0	3,0 (–)
Алтайцы северные – челканцы ¹⁴	1951–1998	–	34,9 (9,3)
Восточная Сибирь			
Юкагиры ¹⁵ (пос. Нелемное)	1985–1990	74,7	–
Эвены Якутии ¹⁶	1985–1987	–	56,7 (10,6)

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4
Эвенки ¹⁷	1969–1971	–	40,0
Тувинцы ¹⁸ (Шинаанская популяция)	1993–1995	–	0,0
Тувинцы ¹⁸ (Бай-Тайгинская популяция)	1993–1995	–	0,0
Тувинцы-тоджинцы ¹⁸	1993–1995	–	3,4 (–)
Якуты ¹⁹ Нюрбинского улуса Республики Саха (Якутия)	2000	20,0	26,0 (–)
Якуты ¹⁹ Усть-Алданского улуса Республики Саха (Якутия)	2000	10,0	21,0 (–)
Азиатские эскимосы ²⁰	1979, 1982, 1984	54,3 (33,6)	–
Удэгейцы ²¹	1955	–	19,0 (0,4)
Удэгейцы ²²	1974	50,4	–
Удэгейцы ²²	≈ конец 1970-х	–	46,0 (–)

Источник: 1 – Гольцова и др., 2005; 2 – Кривоногов, 1998, С. 271; 3 – Долгих, 1962, С. 200; 4 – Кривоногов, 1998, С. 214, 218; 5 – Посух и др., 1996; 6 – Соколова, 1970; 7 – Пузырев и др., 1985; 8 – Осипова и др., 2005; 9 – Кривоногов, 1998, С. 147, 148, 155; 10 – Кашинская, 2001, С. 8; 11 – Кривоногов, 1998 (тофалары – С. 49–51; чулымцы – С. 103); 12 – Кучер и др., 2005б, С. 262); 13 – Осипова и др., 1997; Кашинская, 2001; 14 – Кучер и др., 2005б; 15 – Посух, 1992, С. 46; 16 – Посух и др., 1990а, С. 1632; 17 – Рычков и др., 1974а (данные по последнему поколению на момент исследования); 18 – Кучер и др., 1999б; Санчат, 1998; 19 – Кириллина и др., 2001; 20 – Сукерник и др., 1986а, С. 2370; 21 – Ларькин, 1957; 22 – Козлова и др., 1982, С. 552.

* Оценка по родословной.

риабельность Gm-гаплотипов в популяции лесных ненцев (Осипова, 1987, 1994).

Ретроспективный анализ (1951–1998 гг.) брачной структуры южных (села Кулада и Бешпельтир) и северных (с. Курмач-Байгол) алтайцев показал, что изученные популяции различаются по интенсивности и направленности миграционных потоков и их временной структуре и убедительно свидетельствуют о включении в генофонд алтайцев других, преимущественно славянских этнических компонентов. Обнаружена асимметрия по полу брачной миграции извне в селах Бешпельтир (в пользу женщин) и Курмач-Байгол (в пользу мужчин), что влияет на формирование генетического разнообразия по маркерам Y-хромосомы и мтДНК. Вместе с тем наблюдаемая низкая частота смешанных браков в с. Кулада свидетельствует о его значительной брачной изоляции (Кучер и др., 2005а).

Сибирские популяции существенно различаются по полноте исследования генетико-демографической структуры. Так, об указанной структуре тундровых ненцев можно получить представление только по результа-

там изучения ненцев Самбургской тундры (Посух и др., 1996), насчитывавших на момент исследований в 1992–1994 гг. 1014 чел., т. е. примерно 4 % от общей численности сибирских тундровых ненцев. Частота смешанных браков самбургских ненцев в указанные годы составляла около 35 %, в том числе около 10 % – с пришлым населением (русские, украинцы, белорусы и т. д.). Изучение глубины метисации по родословным позволило сделать вывод о том, что на момент исследований в изученной популяции ненцев в значительной степени сохраняется «чистое» ядро, но процессы метисации неуклонно нарастают. Традиционные браки с лесными ненцами подтверждены результатами изучения генетических маркеров (ABO, MNSs, Rhesus, Kell, Fy, P, AcP, PGM1, Hp и Tf), свидетельствующих о значительной близости самбургских ненцев к «ядру» популяции лесных ненцев (Осипова и др., 1996).

В ряде случаев в силу глубокой взаимной ассимиляции народностей, совместно проживающих на общей территории, не уда-

ется идентифицировать отдельную этническую группу (популяцию) как самостоятельный предмет исследований. Например, в наиболее территориально изолированных районах Якутии (Нижнеколымском и Верхнеколымском) к 1985–1990 гг. сформировались межэтнические территориальные сообщества эвенков, юкагиров, якутов, чукчей и пришлого населения, уровень метисации которых в этот период составил 57,3 % в Андрушкино и 74,7 % в Нелемном (Посух, 1992). Хотя автор констатирует факт исчезновения или «растворения» юкагирского этноса, данные смешанные популяции, находящиеся на периферии сибирского ареала, в случае сохранения в дальнейшем своей территориальной изоляции могут представлять большой интерес для популяционно-генетических исследований. То же относится, возможно, к тофаларам, населяющим три труднодоступных горных поселка Нижнеудинского района Иркутской области, ассимилированных с середины XX в. пришлым (преимущественно русским) населением (Кривоногов, 1998).

Вместе с тем проживание в пределах одного поселка не всегда приводит к значительной взаимной ассимиляции коренных народов. Как показало демографическое исследование Л.П. Осиповой с соавторами (2005), в восьми поселках Шурышкарского района Ямало-Ненецкого автономного округа, основным населением которых являются северные ханты и коми, средняя доля метисов ханты-коми от общей численности, включая мигрантов, в 2000–2002 гг. была равна 4,5 %, а метисов от браков тех и других с пришлым населением – 15,3 %, что характеризует северных хантов как одну из наиболее хорошо сохранившихся на настоящий момент популяций Северной Сибири.

Другим примером этнической сохранности в советский период являются тувинцы. Как показали исследования, выполненные в трех районах Республики Тува (Кызылского, Тоджинского и Бай-Тайгинского), несмотря на сложные процессы взаимодействия различных этнических групп в предшествующей этнической истории тувинцев, эта многочисленная сибирская популяция в советский период находится в состоянии брачной изоляции от других народов, проживающих на территории

Тувы и за ее пределами. В 1993–1995 гг. лишь Тоджинский район характеризовался населением смешанного состава (14 национальностей, из них доля тувинцев – 58,9 %), но и в нем браки между тувинцами и другими национальностями составляли лишь 3,4 %, в то время как ожидаемая при условии панмиксии частота смешанных браков должна была превысить 40 % (Санчат, 1998; Кучер и др. 1999а, б; Пузырев и др., 1999).

Таким образом, современные сибирские популяции с момента завершения их этногенеза и до настоящего времени характеризуются весьма разнообразной картиной брачной миграции извне как в прошлом, так и в настоящем. Переход на оседлость кочевых народов в середине XX в. привел за немногими исключениями к драматическим изменениям их брачной структуры, сопровождающимся резким увеличением частоты межэтнических браков и ассимиляцией пришлым населением. Дальнейшее изучение генетики популяций невозможно без реконструкции динамики брачной миграции извне и других демографических параметров популяций. Этому вопросу уделяется недостаточно внимания, за исключением исследований, выполненных на лесных ненцах (Абанина, 1982), тувинцах (Пузырев и др., 1999), нганасанах (Гольцова и др., 2005), алтайцах (Кучер и др., 2005а, б) и некоторых других популяциях Сибири. Немало работ, косвенно учитывающих (со ссылкой на этнографические исследования) влияние на генетическое разнообразие сибирских популяций таких факторов, как эффект основателя, дифференциальная миграция, изоляция на субпопуляционном уровне, вклад других этнических групп (Сукерник и др., 1986а, б).

В работах Рычкова, Ящук (1980, 1985) показана важность анализа генетического разнообразия популяций с точки зрения их этнического происхождения и последующего вклада межэтнических браков. Авторы приводят пример, что камчатские эвенки с большей вероятностью вступают в браки с соседними коряками, чем с охотскими или колымскими эвенками. И, наоборот, как мы указывали выше, проживающие рядом коми-зыряне и северные ханты, а также тувинцы-тоджинцы и русские сохраняют свою обособленность друг от друга.

Наряду с этим в популяционной генетике, особенно при построении теоретических подходов и математических моделей, на протяжении долгих лет рассматривались элементарные популяции, характеризующиеся некоей абстрактной миграцией извне и внутри популяции, что также имело важное значение для изучения микроэволюционных процессов, но накладывало определенные ограничения на точность оценок и их интерпретацию.

Эффективная численность и миграция, их роль в поддержании генетического разнообразия популяций Сибири

При оценке генного дрейфа на основе методов генетической демографии ключевыми параметрами являются эффективная численность N_e (размер, объем) популяции, составляющая примерно 30 % от общей численности, и миграция.

Показано (Евсюков и др., 1996), что для коренных народов Сибири средний эффективный размер популяции равен 218, а для Северной Евразии в целом – 200, хотя изменчивость эффективного размера (N_e) популяций различалась на три порядка величин, как и их численность. Небольшая средняя величина N_e позволяет ожидать значительного эффекта генного дрейфа, если ему не противостоит миграция. Генный дрейф реализуется на уровне как популяции в целом, так и субпопуляций. В оригинальных исследованиях сибирских популяций получены следующие значения эффективного размера на уровне поселений (субпопуляций): алеуты Командорских островов – 75 чел. (Рычков, Шереметьева, 1972а, б), азиатские эскимосы и береговые чукчи – 70 и 61 чел. соответственно (Рычков, Шереметьева, 1972в), эвенки Нижней и Подкаменной Тунгуски – 27 чел. (Рычков и др., 1974б), коряки Камчатки – 71 чел. (Шереметьева, Горшков, 1982), северные ханты – 152 чел. (размах значений 98–348) (Пузырев и др., 1987). Эффективный размер сельских популяций Северной Евразии имеет клинальный тип изменчивости, убывая в направлении юго-запад – северо-восток, за исключением локального минимума в Средней Сибири у тунгусоязычных западных эвенков (Евсюков и др., 1996). Авторами сделано предположение, что роль генного

дрейфа наиболее велика на Камчатке и северном побережье Охотского моря, а также в Средней Сибири у западных эвенков.

Общая картина структуры генной миграции в Сибири и на Дальнем Востоке описана в работах Рычкова, Шереметьевой (1974); Евсюкова и др. (2000). В работе Евсюкова и др. (2000) построена карта генных миграций для 32 популяций коренных жителей Сибири и Дальнего Востока. Средневзвешенная по площади ареалов миграция равна 0,0082, а взвешенная на плотность популяций – 0,0053. Установлена обратная зависимость между эффективным размером популяции N_e и скоростью генных миграций m , т. е. падение генных миграций с ростом эффективной численности популяции при $N_e \leq 150$ чел. Сформулировано представление о естественной авторегуляции величины $N_e m$ как параметра, определяющего межпопуляционное генное разнообразие. Выделены территории, где частично сохранился эффект естественной обратной зависимости N_e и m . Их занимают юкагиры, ульчи, чукчи, эвенки, коряки, нивхи, эвены, алеуты, удэгейцы, тофалары, нанайцы, якуты, эскимосы и буряты. Установлена промежуточная зона (территории долган, кетов, хакасов, тувинцев, шорцев, алтайцев и нганасан) и зона нарушения обратной зависимости N_e и m (территории селькупов, хантов, манси и ненцев). Авторы объясняют в качестве причины нарушения авторегуляции произведения $N_e m$ на указанных территориях проводимое государством укрупнение поселений при переводе коренного населения на оседлость. По их мнению, формирование крупных поселков приводит к увеличению иммиграции, росту внутривидовой популяционной и падению межпопуляционной генетического разнообразия, а, следовательно, нарушает принцип поддержания внутривидовой популяционной разнообразия в рамках адаптивного оптимума (Алтухов, 1995). Как подчеркивают авторы, представленные данные отражают некоторую усредненную характеристику популяций в 1959–1987 гг.

В разделе 4 было показано, что многие сибирские популяции находятся в настоящее время в состоянии активной ассимиляции друг другом и пришлым населением и, по-видимому, большая их часть может быть

отнесена к зоне нарушения естественной обратной зависимости N_e и m . Проблемы нарушения адаптивного оптимума генетического разнообразия в популяциях такого типа еще ждут своих исследователей (Алтухов, 2003).

Инбридинг, генный дрейф

Согласно работам (Jacquard, 1975; Reid, 1973) в инбридинг вкладывается несколько различных понятий: наличие родства между индивидами, генного дрейфа, эффекта подразделенности популяции, отклонения от панмиксии и от равновесия по Харди-Вайнбергу. Разноточение понятий не удается преодолеть путем разложения инбридинга на случайную и неслучайную компоненты, так как существующие методы анализа инбридинга строятся на разных концепциях, и до сих пор не найдено способов взаимного конвертирования оценок. В настоящее время коэффициент инбридинга изучают с помощью следующих основных методов: 1) анализ дисперсии генных частот; F-статистика; 2) анализ родословных индивидов популя-

ции; 3) метод изонимии; 4) модели миграции. Методы 2–4 используются в генетической демографии. Наиболее распространенными являются методы оценки коэффициента инбридинга по родословным и коэффициента родства по изонимии, определяемого по частотам фамилий (Crow, Mange, 1965; Lasker, 1977, 1980; Lasker, Kaplan, 1985).

Как видно из таблицы 3, минимальное значение коэффициента инбридинга (0,000058) наблюдается у северных хантов, максимальное (0,0115) – у лесных ненцев. Эти оценки согласуются с соотношением численности и количества родов (фамилий) в данных популяциях: более 7 тыс. чел. и 265 фамилий у северных хантов и около 1,5 тыс. чел. и 8 фамилий у лесных ненцев. За исключением двух указанных крайних значений, в остальных сибирских популяциях с изученной генеалогией значение коэффициента инбридинга находится в пределах 0,001–0,005. Столь малые различия объясняются, с одной стороны, небольшим разнообразием фамилий. С другой стороны, родословные, как правило, ограничены сравнительно небольшим числом поколений, и

Таблица 3

Коэффициент инбридинга по родословным (F), коэффициент родства по изонимии (R_i), случайная (F_{st}), неслучайная (F_{is}) и ожидаемая (F_{it}) величина инбридинга в сибирских популяциях

Популяция	Год изучения	Число фамилий	F	R_i по изонимии	Частота родственных браков, %
1	2	3	4	5	6
Нганасаны ^{1,2}	1976–1978	12	0,0022	$R_i = 0,0614$ $F_{st} = 0,0307$ $F_{is} = 0,0157$ $F_{it} = 0,0460$	21,0
Авамские нганасаны ²	1991	8	0,0016	$R_i = 0,0460$ $F_{st} = 0,0230$ $F_{is} = 0,0000$ $F_{it} = 0,0230$	18,3
Лесные ненцы ³	1975–1979	8	0,0115	–	25,1
Тундровые ненцы ⁴	1992–1994	16	0,003	–	5,1
Северные ханты ⁵	1982–1983	265	0,00058	$R_i = 0,006$ $F_{st} = 0,0138$ $F_{is} = -0,0130$ $F_{it} = 0,0010$	4,5

Продолжение таблицы 3

1	2	3	4	5	6
Эвенки Средней Сибири	1969–1971		0,0052	–	19,1
Алтайцы южные ⁶ (с. Кулада)	1981–1998	153	–	$R_i = 0,0000$ $F_{st} = 0,100$ $F_{is} = -0,112$ $F_{it} = 0,0000$	
Алтайцы южные ⁶ (с. Бешпельтир)	1981–1998	15	–	$R_i = 0,0000$ $F_{st} = 0,109$ $F_{is} = -0,122$ $F_{it} = 0,0000$	
Алтайцы северные ⁶ (с. Курмач-Байгол)	1981–1998	15	–	$R_i = 0,0000$ $F_{st} = 0,109$ $F_{is} = -0,122$ $F_{it} = 0,0000$	
Тувинцы ⁷ (Шинаанская популяция)	1993–1997	209	–	$R_i = 0,0169$ $F_{st} = 0,0023$ $F_{is} = 0,0019$ $F_{it} = 0,0042$	–
Тувинцы ⁷ (Бай-Тайгинская популяция)	1993–1997	504	–	$R_i = 0,0292$ $F_{st} = 0,0094$ $F_{is} = -0,0022$ $F_{it} = 0,0073$	–
Тувинцы ⁷ (Тоджинская популяция)	1993–1997	237	–	$R_i = 0,0200$ $F_{st} = 0,0041$ $F_{is} = -0,0003$ $F_{it} = 0,0038$	–
Удэгейцы ⁸ (пос. Агзу)	до 1982*	–	0,001	–	–
Хакасы – кызыльцы ⁹	до 1986*	42	0,0012	$F_{st} = 0,0260$ $F_{is} = -0,0143$ $F_{it} = 0,0121$	8,9
Хакасы — сагайцы ⁹	до 1986*	35	0,0025	$F_{st} = 0,0420$ $F_{is} = -0,0230$ $F_{it} = 0,0200$	5,9
Якуты ¹⁰	–	–	–	$F_{st} = 0,00070$ $F_{is} = 0,002232$ $F_{it} = 0,002930$	–

Примечание. * Приводится дата публикации, так как в статье не указан год проведения экспедиции.
1 – Гольцова, 1981; 2 – Гольцова, Абанина, 2000; 3 – Абанина, Сукерник, 1980; 4 – Посух и др., 1996; 5 – Пузырев и др., 1987; Лемза, 1986; 6 – Кучер и др., 2005б; 7 – Санчат, 1998; 8 – Козлова и др., 1982; 9 – Казаченко, 1987, 1990; Кучер и др., 2004б.

основанный на них коэффициент инбридинга оказывается в большей мере заниженным в популяциях малой численности с запретом на близкородственные браки. Например, у нганасан, следовавших запрету на браки между родственниками до третьего колена по отцовской и материнской линии, коэффициент инбридинга по родословным не превышает 0,002. Напротив, поощрение родственных браков, например в роде матери у лесных ненцев, приводит к высокой частоте их выявляемости (25,1 %) уже в пределах трех поколений родословной, поэтому коэффициент инбридинга по родословным у лесных ненцев значительно выше, чем у нганасан (0,0115), несмотря на наличие межэтнических браков в периферийных субпопуляциях и более низкий уровень средней гетерозиготности (Дуброва и др., 1990а). Значения коэффициента родства по изонимии в сибирских популяциях на порядок превышают коэффициент инбридинга по родословным (табл. 3).

Это объясняется тем, что не все популяции отвечают требованиям, необходимым для использования данного метода: происхождение фамилии от одного предка, равноценная брачная миграция мужчин и женщин (женщины мигрируют при браке чаще мужчин). Преимущество метода изонимии заключается в том, что он позволяет оценить случайную (F_{ST}) и неслучайную (F_{IS}) компоненты инбридинга, оценить коэффициент родства не только на уровне популяции в целом, но и между субпопуляциями (Кучер и др., 2004б). Часто наблюдаемое отличное от нуля значение F_{IS} в сибирских популяциях (см. табл. 3) указывает на отклонение от панмиксии и свидетельствует о брачной ассортативности, например, об избегании браков внутри рода.

Другой подход к оценке генного дрейфа основан на моделях миграции. Для его использования важны реконструкция динамики эффективного размера и миграции на уровне популяции и ее субъединиц и определение их средней величины (гармонической средней), а также пространственной ориентации миграционных потоков. В случае двумерной миграции коэффициент инбридинга оценивают по островной модели (Wright, 1969), при одномерной (ступенчатой) миграции – по модели ступен-

чатой миграции (Kimura, Weiss, 1964). Применяют поправку на число сменившихся в популяции поколений с момента ее формирования (Wright, 1951), а также на число субпопуляций (Nei *et al.*, 1977). Согласно условиям моделей миграции предполагается, что исходные частоты генов в момент образования популяции существенно отличались от 0 или 1. Поэтому важно иметь представление об основателях популяции и их генетическом разнообразии, о котором можно судить по числу различных этнических компонентов, участвующих в формировании популяций, числу родоплеменных групп, родов или фамилий основателей популяции, общей численности основателей и наличию или отсутствию родственных отношений между ними. Этот метод достаточно сложен, но информативен. Для использования моделей миграции важна стабильность территориальной подразделенности и потоков миграции во времени. Не обсуждая этих ограничений, отметим, что оценка, полученная на их основе, имеет существенное значение для сопоставления с другими методами оценки инбридинга. На основе моделей миграции получены теоретические оценки генного дрейфа (инбридинга) для некоторых популяций, занимающих периферию территории расселения сибирских народов: коряки Камчатки – 0,0602–0,0978 (Шереметьева, Горшков, 1981), алеуты Командорских островов – 0,1613 (Рычков, Шереметьева, 1972б). Высокий коэффициент инбридинга соответствует малой численности и длительной изоляции алеутов Командорских островов, территориальной изоляции корякских поселений в недавнем прошлом и относительной изоляции нганасан с конца XVIII в. до 1970-х гг. и подтверждает на примере нганасан недооценку коэффициента инбридинга по родословным и переоценку по методу изонимии.

Из приведенных в таблице 3 данных следует, что коэффициент инбридинга в сибирских популяциях не так велик, как можно было ожидать на основании малого эффективного размера популяций (субпопуляций), за редким исключением. Означает ли это, что генный дрейф в сибирских популяциях не является доминирующим фактором микроэволюции? Несмотря на то, что результа-

ты анализа генетической дифференциации популяций по частотам генов часто интерпретируются в пользу действия генного дрейфа, этот вопрос, на наш взгляд, остается открытым по причине недостаточной его изученности, несовершенства методов оценки, малого числа работ по реконструкции генетико-демографической структуры популяций в прошлом. Кроме того, данный вопрос не может быть решен только на уровне элементарных популяций. Необходим анализ популяционных систем на разных уровнях их иерархии, подходы к которому изложены в работе Алтухова и Рычкова (1970) и реализованы при изучении дифференциации коренного населения Северной Азии по 5 генетическим системам (Спицын и др., 1981) и при изучении географии случайного инбридинга по частотам фамилий у адыгов (Балановская и др., 2000). По мнению Ю.Г. Рычкова (1986), «человек как вид эволюционно молод, и ни одна его популяция не имела запаса времени, чтобы в процессе случайного дрейфа генов полностью утратить предковые гены, общие с другими популяциями». Как показано в предыдущих разделах, с одной стороны, многие сибирские популяции относительно молоды (300–400 лет и более – для большинства популяций, 100 лет – для долган), их характеризует наличие межэтнических браков в прошлом и настоящем, их субпопуляционная структура достаточно изменчива – все эти факторы противодействуют генному дрейфу. С другой стороны, современный этап истории малочисленных народов характеризуется процессами активной ассимиляции коренных этносов другими народами. Поэтому уровень инбридинга в них в настоящем, возможно, ниже, чем был в прошлом. Следует добавить, что значительное генетическое разнообразие народов Сибири обусловлено и генетическим разнообразием формирующих их этносов (Балановская, Рычков, 1990).

Результаты изучения естественного отбора на основе индекса Кроу

Давление естественного отбора является одним из ведущих факторов микроэволюции популяций человека. Несмотря на существо-

вание различных подходов к его изучению, он наиболее трудно поддается прямой оценке (Jorde, 1980). Величину потенциально возможного естественного отбора на основе методов генетической демографии оценивают по индексу Кроу (Crow, 1958). Он включает в себя компоненту дифференциальной смертности и дифференциальной плодовитости. Предполагается, что дифференциальная смертность и дифференциальная плодовитость являются генетически детерминированными параметрами. Это подтверждено в ряде исследований, в том числе последних лет (Madrigal *et al.*, 2003; Pettau *et al.*, 2005), при изучении азиатских сельских популяций с естественным характером репродукции. Л.И. Большакова и А.А. Ревазов (1988) установили наследуемость таких параметров репродукции, как дожитие детей до возраста репродукции, интервал между вступлением в брак и первыми родами, интервал между последующими родами. Анализ индекса Кроу в 278 популяциях мира, характеризующихся различным антропологическим типом, религией, культурой и широким спектром условий природной среды (Kurbatova *et al.*, 2005), позволил сделать заключение о том, что популяции с различным типом экономики имеют различные адаптивные стратегии. Авторы констатируют, что в нативных (племенных) популяциях (к которым еще недавно в полной мере относились сибирские популяции) обе компоненты естественного отбора – дифференциальная смертность и дифференциальная плодовитость – вносят эквивалентный вклад, варьируя в соответствии с жесткостью природной среды и не изменяясь во времени. Для урбанизированных популяций современных индустриальных стран характерно драматическое ослабление отбора во времени, что обусловлено резким снижением детской смертности и фертильности (как и ее варианты) в связи с планированием размеров семьи. Почти 10-кратное падение компоненты дифференциальной смертности в СССР было выявлено в период 1926–1987 гг. (Тимаков, Курбатова, 1991). Авторы установили предел вариации I_m в этнических группах сельских районов – 0,030–0,121, соотношение перинатальной к общей дорепродуктивной смертности выше было в тех республиках, где ни-

же значения компоненты I_m . Величина индекса дифференциальной плодовитости I_f для этнических групп СССР в 1980-е гг. варьировала в пределах 0,148–0,643. Гетерогенность значений индекса Кроу и его составляющих в популяциях объясняется различиями в социально-экономическом статусе и климатогеографических условий среды (Спицын и др., 1994). Авторы выделяют кроме урбанизированных и нативных популяций охотников-собирателей третью, промежуточную категорию, к которой относят небольшие города и сельские популяции со сбалансированными репродуктивными показателями и выдвигают предположение, что последние соответствуют «некоторому экологическому оптимуму».

Итоги изучения индекса Кроу в сибирских популяциях были представлены ранее в обзоре Карафет и др. (1994), в котором отмечены достаточно высокие индексы Кроу с преобладающим вкладом компоненты дифференциальной смертности, отражающей влияние экстремальных природных условий Сибири. В таблице 4 даны значения индекса Кроу в более широком круге сибирских популяций и динамика данного показателя в некоторых из них, а также год изучения популяции, что позволяет достаточно корректно интерпретировать межпопуляционные различия и некоторые тенденции изменения анализируемых показателей во времени. Как видно из таблицы 4, сибирские популяции, населяющие самые северные территории (нганасаны, лесные ненцы, азиатские эскимосы, береговые чукчи, коряки и др.), характеризуются в целом более высоким индексом Кроу и доминирующим вкладом в него компоненты дифференциальной смертности по сравнению с южными популяциями Алтая и Тувы. Максимальных значений (1,91) индекс потенциального отбора достигает в одной из субпопуляций самой северной народности – нганасан Таймыра (Гольцова, 1998), минимальных (0,48) – у тувинцев Бай-Тайгинского района Тувы (Кучер и др., 1999б) и якутов Усть-Алданского улуса Республики Саха (Якутия) (Кириллина и др., 2001). Наблюдается устойчивое доминирование у якутов в 1990–2000-е гг. компоненты дифференциальной фертильности над компонентой дифференциальной смертно-

сти. По мнению В.И. Кириллиной с соавторами (2001), невысокие значения индекса Кроу и компоненты дифференциальной смертности у якутов «неудивительны для популяций, ведущих оседлый образ жизни в поселках с относительно комфортабельными условиями проживания, каковыми являются также популяции южных алтайцев».

Значения индекса Кроу и компоненты дифференциальной смертности в сибирских популяциях значительно превысили верхние пределы, указанные В.В. Тимаковым и О.Л. Курбатовой (1991) для сельских популяций СССР, что подтверждает связь данных показателей с экстремальностью среды, с одной стороны, и меньшей доступностью медицинской помощи для кочевого и полукочевого населения отдаленных районов, с другой. Наибольшие значения I_c в сибирских популяциях характерны для более раннего периода их изучения – в 1970-е–начале 1980-х гг., когда еще не был завершен перевод кочевого населения на оседлость, а репродукция женщин старшего поколения приходилась на период, предшествовавший этому событию. Переселение в поселки способствовало увеличению доступности медицинской помощи населению, что повлекло за собой снижение детской смертности и соответствующей компоненты индекса Кроу. Как видно из таблицы 4, компонента дифференциальной смертности у нганасан пос. Волочанка Таймырского автономного округа снизилась в период с 1974–1976 по 1991 гг. с 1,38 до 0,33 (в 4 раза), а индекс потенциального отбора – с 1,91 до 0,92 (в 2 раза) (Гольцова, Сукерник, 1979; Гольцова, 1998). Это совпадает с полным завершением у нганасан перехода на оседлость к 1990 г. Аналогичное двукратное уменьшение I_c наблюдается и у хантов Шурышкарского района Ямало-Ненецкого автономного округа: с 0,80 в 1982–1983 гг. до 0,45 в 2000–2002 гг. при одновременном двукратном снижении компоненты дифференциальной смертности.

Различия по индексу Кроу у лесных ненцев (Абанина, 1982, 1983; Пузырев, 1994) и субпопуляции тундровых ненцев пос. Самбург (Пуровский район Ямало-Ненецкого АО), населяющих сходные по природным условиям сопредельные территории (Посух и др., 1996), обусловлены, на наш взгляд, пример-

Таблица 4

Репродуктивные параметры, индекс Кроу и его составляющие в сибирских популяциях

Популяция	Год изучения	Число женщин пострепродуктивного возраста	Среднее число рождений на женщину	I_m	I_f	I_{tot}
Нганасаны ¹	1974–1976	83	7,29	1,17	0,18	1,56
Нганасаны (пос. Волочанка) ¹	1974–1976	45	7,00	1,38	0,22	1,91
Нганасаны (пос. Волочанка) ²	1991	30	5,39	0,33	0,44	0,92
Лесные ненцы ^{3,4}	1975–1979	64	6,92	0,79	0,20	1,15
Тундровые ненцы (Самбургская тундра) ⁵	1992–1994	55	7,75	0,47	0,19	0,75
Северные селькупы ⁶	1988–1992	55	7,09	0,46	0,24	0,81
Северные ханты ⁷ (Шурышкарский р-н ЯНАО)	1982–1983	–	8,7	0,45	0,24	0,80
Северные ханты ⁸ (Шурышкарский р-н ЯНАО)	2000–2002	291	6,43	0,22	0,19	0,45
Кеты ⁹	1993–1997	40	5,3	0,21	0,33	0,60
Азиатские эскимосы ¹⁰	1979–1984	91	7,03	1,04	0,15	1,35
Азиатские эскимосы ¹¹	1978–1983	54	7,15	0,82	0,22	1,22
Береговые чукчи ¹¹	1978–1983	191	6,60	0,96	0,20	1,36
Оленные чукчи ¹¹	1978–1983	78	6,40	0,60	0,21	0,94
Коряки ¹¹	1978–1983	73	6,06	0,54	0,31	1,01
Эвены (Чукотка) ¹¹	1978–1983	56	6,16	0,59	0,22	0,94
Эвены (Якутия) ¹²	1985–1990	88	7,23	0,30	0,25	0,62
Якуты ¹³ (Нюрбенский улус, Республика Саха)	2000	38	4,0	0,10	0,41	0,55
Якуты ¹³ (Усть-Алданский улус, Республика Саха)	2000	62	3,35	0,10	0,31	0,44
Якуты ¹⁴	до 2002	–	4,6	0,10	0,34	0,48
Якуты (Усть-Алданский улус) ¹⁵	до 2004	–	–	0,093	0,487	0,625
Тувинцы ¹⁶ (Шинаанская популяция)	1993–1995	47	5,00	0,19	0,34	0,59
Тувинцы ¹⁶ (Бай-Тайгинская популяция)	1993–1995	33	5,82	0,18	0,26	0,48
Тувинцы ¹⁶ (Тоджинская популяция)	1993–1995	25	3,54	0,23	0,55	0,90
Южные алтайцы ¹⁷ (пос. Мендур-Соккон)	1993, 1995	27	4,9	0,16	0,40	0,63

Примечание. 1 – Гольцова, Сукерник, 1979; 2 – Гольцова, 1998; 3 – Абанина, 1982; 4 – Абанина, 1983; 5 – Посух и др., 1996; 6 – Карафет и др., 1994; 7 – Пузырев, 1988; 8 – Осипова и др., 2005; 9 – Кашинская, 2001; 10 – Вибе, 1992; 11 – Соловенчук, 1989; 12 – Посух и др., 1990а; 13 – Кириллина и др., 2001; 14 – Тарская и др. 2002; 15 – Кучер и др., 2004а; 16 – Кучер и др., 1999б; 17 – Осипова и др., 1997.

но 18-летней разницей в сроках экспедиционного изучения репродукции в данных популяциях и отражают описанные выше закономерности снижения дорепродуктивной смертности в сибирских регионах в процессе перехода на оседлость: лесные ненцы в период их исследования вели кочевой образ жизни, 50 % тундровых ненцев на указанный момент жили в поселках. В то же время оценки индекса Кроу, полученные разными исследователями по результатам почти одновременного исследования азиатских эскимосов (Вибе, 1990, 1992; Соловечук, 1989), принципиально не различаются, а небольшие расхождения обусловлены эффектом выборки.

Сравнение репродуктивных показателей и индекса Кроу у азиатских эскимосов, коряков, эвенов, береговых и оленных чукчей (экспедиции 1978–1983 гг.) позволило Л.Л. Соловечуку (1989) сделать заключение о том, что изученные показатели отражают степень адаптированности популяций к окружающей среде. Автор понимает под неблагоприятным воздействием окружающей среды на популяцию не столько экстремальность природно-климатических факторов, сколько «несоответствие между физической средой и средой социально организованной, призванной уменьшить неблагоприятное воздействие на популяцию».

Некоторые коренные народности характеризуются значительными субпопуляционными различиями по индексу Кроу. Например, у эвенов Якутии (Посух, 1992) при среднем значении I_t , равном 0,62, наблюдаются его колебания между поселками в пределах 0,48–1,19, а для I_m – 0,26–0,46. Максимальное значение I_t в пос. Березовка объясняется сравнительно недавней на момент исследования консолидацией в данном поселке эвенов, кочевавших ранее в труднодоступных районах тайги и лесотундры, не затрагиваемых социальными преобразованиями и не имевших доступной медицинской помощи. В целом достаточно низкий индекс потенциального отбора у эвенов Якутии, не прибегавших к контролю размера семьи, заслуживает внимания и дальнейшего анализа.

Различия индекса Кроу между субпопуляциями возможны и при наличии их территориальной и репродуктивной изоляции.

При изучении демографической структуры популяции нганасан мы обнаружили, что территориальная изоляция вадеевских нганасан от более многочисленных авамских нганасан в условиях перевода на оседлость привела к репродуктивной изоляции их друг от друга вследствие большого расстояния между поселками и ухудшения транспортного сообщения. Это ограничило возможности выбора брачного партнера у вадеевских нганасан в соответствии с нормами билинейной родовой экзогамии, что привело к безбрачию, сокращению границ репродуктивного периода, уменьшению числа живорожденных и живых детей и снизило величину индекса потенциального отбора и его составляющих в тех же экологических условиях, что и у авамских нганасан.

Таким образом, при оценке индекса потенциального отбора важное значение имеет учет и вычленение влияния социальных факторов на его величину. Одновременно со снижением детской смертности, как видно из таблицы 4 на примере нганасан и хантов, происходит уменьшение числа рождений на женщину пострепродуктивного возраста: у нганасан – с 7,0 до 5,4, у хантов – с 8,7 до 6,4, обусловленное появлением и увеличением роли контроля размеров семьи. Например, доля женщин-нганасан пос. Волочанка, прибегающих к искусственному прерыванию беременности или к контрацептивам, в несмешанных семьях увеличилась с 7 % до 14 % за период 1976–1991 гг., а в смешанных семьях составила в 1991 г. 53 %. Достаточно низкий индекс потенциального отбора у тувинцев, возможно, также объясняется не только более мягкими условиями среды в сравнении с регионами Крайнего Севера и северо-востока Сибири, как отмечают авторы, но и практикой контроля репродукции в исследуемый период. Так, доля беременностей тувинских женщин пострепродуктивного возраста, завершившихся медицинскими абортми, составляла в трех изученных районах Тувы от 17,3 % (Шинаанская популяция) до 37,7 % (Тоджинская популяция) (Кучер и др., 1999б). Эти данные собраны в экспедициях 1993–1997 гг. и соответствуют обнаруженным ранее в других популяциях тенденциям перехода коренных народностей Сибири к контролю рождаемости, например,

у южных алтайцев начиная с 1990-х гг. (Кучер и др., 2005б).

Вклад перинатальной смертности в индекс Кроу оценен в немногих популяциях Сибири. Учет перинатальных потерь у эвенов Якутии по формуле, предложенной F.E. Johnston, K.M. Kesinger (1971), увеличивает индекс Кроу с 0,62 до 0,74, т. е. на 16 % (Посух, 1992). При снижении в условиях оседлости детской смертности у женщин-нганасан пострепродуктивного возраста обнаружено более высокое число мертворождений и выкидышей в несмешанных браках, что подтверждает сохранение или увеличение значимости вклада перинатальных потерь в индекс Кроу (Гольцова, 1998) в популяциях переходного периода.

Сравнивая индексы Кроу в мировых популяциях, находящихся на различных ступенях технологического развития (от индейцев Ксаванты, сельского населения Пакистана до населения США), Ю.П. Алтухов (2003) отметил, что компонента дифференциальной смертности достигает максимальной величины у народов, ведущих примитивное аграрное хозяйство, и минимальна в промышленно развитых странах, в которых компонента дифференциальной плодовитости имеет максимальную величину.

Как видно из таблицы 4, сибирские народности после их перехода на оседлость (конец 1980-х–1990-е гг.) можно относить к популяциям переходного типа, но еще рано делать заключение о «сбалансированности» соотношения вклада дифференциальной смертности и плодовитости, следуя терминологии в работе В.А. Спицына и др. (1994). Данное соотношение в популяциях существенно варьирует, хотя роль компоненты дифференциальной смертности снижается (возможно, за исключением вклада перинатальных потерь). Что касается вклада дифференциальной плодовитости, то он существенно зависит от степени и давности перехода популяции к контролю рождаемости и, следовательно, зависит от доли женщин старшего поколения, не прибегавших к контрацепции.

Связь гетерозиготности с репродукцией

Популяционно-генетическое изучение дифференциальной плодовитости человека (Дуброва и др., 1988) позволило сделать за-

ключение, что в результате действия стабилизирующего отбора преимущество получают женщины с оптимальным уровнем гетерозиготности.

На основании вышеизложенного целесообразно кратко рассмотреть результаты анализа связи гетерозиготности с плодовитостью в сибирских популяциях, проведенного ранее в обзоре Т.М. Карафет и др. (1994). Данные исследования выполнены на популяциях лесных ненцев, нганасан, селькупов и эвенов Якутии. Установлены достоверная положительная корреляция между числом беременностей и уровнем гетерозиготности у лесных ненцев и ее отсутствие у нганасан и селькупов (Дуброва и др., 1990а; 1993). Авторы объясняют это различием в системе браков: избегание кровнородственных браков у нганасан и селькупов и отсутствие запретов на родственные браки и, соответственно, более высокий уровень инбридинга по родословным у лесных ненцев. Предполагается, что у лесных ненцев чаще встречаются индивиды, гомозиготные по значительному числу локусов, что негативно отражается на плодовитости. Авторы изучили зависимость дисперсии числа беременностей от уровня индивидуальной гетерозиготности. Женщины были разбиты на три группы: низко-, средне- и высокогетерозиготные. Установлено, что минимальные значения дисперсии и наименьшая компонента дифференциальной плодовитости характерны для женщин со средней гетерозиготностью. Обратные закономерности – для женщин с низкой индивидуальной гетерозиготностью. Это дало основание предположить, что в популяциях лесных ненцев, нганасан и селькупов максимальной приспособленностью обладают женщины со средней гетерозиготностью.

Вместе с тем в популяции эвенов Якутии не получено положительной корреляции гетерозиготности с плодовитостью (Дуброва и др., 1990б). С одной стороны, это обусловлено тем, что авторы не разделяли женщин-эвенов на три категории в зависимости от уровня гетерозиготности. С другой стороны, набор генетических маркеров, по которым авторы определяли уровень гетерозиготности у эвенов, не содержит локус *Ss*, т. е. один из двух локусов, по которым были получены достоверные различия средних зна-

чений и дисперсии числа беременностей между гомо- и гетерозиготными по 13 локусам женщинами у лесных ненцев и нганасан (Дуброва и др., 1990а). Следовательно, имеет значение не только гетерозиготность по большому числу локусов, но и вклад отдельных локусов в установленную связь плодовитости с гетерозиготностью.

Значения индекса естественного отбора Кроу у женщин со средней гетерозиготностью в популяциях лесных ненцев, нганасан и селькупов минимальны по сравнению с группами женщин, характеризующихся низкой и высокой гетерозиготностью. Авторы не нашли достоверных корреляций между гетерозиготностью женщин и показателями дифференциальной смертности среди их потомков. Это соответствует рассмотренным выше данным о быстром снижении значения компоненты дифференциальной смертности в условиях социального комфорта и доступности медицинской помощи населению. Однако значение вклада ранних дорепродуктивных потерь в компоненту дифференциальной смертности заслуживает более пристального внимания и изучения.

Как показано выше, многие сибирские популяции при их относительной изоляции являются в той или иной степени инбредными. Ю.П. Алтухов (2003) высказывает точку зрения, что преимущество гетерозиготных состояний в инбредных популяциях, приводящее к снижению частот рецессивных заболеваний, не может быть абсолютным, и исследования проблем аутбридинга заслуживают не меньшего внимания, чем проблемы инбридинга. Автор отмечает сложность выделения генотипической компоненты индивидуальных и групповых различий в приспособленности у человека, но только на этом пути видит перспективы количественной оценки мутационной и сегрегационной компонент наследственной отягощенности современных популяций человека и, добавив от себя, сибирских популяций, находящихся на различных стадиях ассимиляции другими народами.

Проблемы интерпретации факторов микроэволюции с точки зрения генетической демографии

Рассмотренные выше особенности динамики численности, расселения и миграции, картины репродукции в сибирских популя-

циях позволяют, на наш взгляд, определить следующие факторы, значение которых недооценивается при интерпретации результатов изучения генетического разнообразия популяций и факторов микроэволюции:

1. Динамика брачной структуры популяции в прошлом и настоящем.
2. Отсутствие «стабильной картины под-разделенности» в ряде популяций, изменявших территории или характер своего расселения в кочевой период, а также подвергнутых укрупнению и реорганизации поселков в советский период при переводе населения на оседлость.
3. Недостаточное изучение репродукции и влияния социальных факторов на репродуктивные различия внутри и между популяциями при оценке индекса Кроу.
4. Неравный вклад полов в генофонд популяции: дифференцированная по полу брачная миграция извне, выход мужчин-аборигенов из репродукции в процессе ассимиляции пришлым населением и др.
5. Влияние вышеуказанных факторов на особенности формирования репрезентативной выборки для анализа генетических маркеров.

В оригинальных исследованиях в 1960–1980-х гг., когда многие сибирские популяции еще сохраняли традиционный образ жизни, мы встречаемся с несколько различным толкованием соотношения ведущих факторов генетической дифференциации одних и тех же сибирских популяций разными исследователями. Например, Л.Л. Соловчук (1989) при обобщении генетико-демографических исследований эскимосов Азии и Аляски, береговых и оленных чукчей, коряков и эвенов Чукотки (экспедиции 1976–1981 гг.) пришел к заключению, что корреляция демографических и генетических различий между популяциями, а также тех и других с географическими расстояниями между популяциями может отражать особенности адаптации этих популяций к окружающей среде и экологическую обусловленность специфических черт генетической структуры каждой из них. В анализе автор опирается на оценку индекса Кроу и некоторых других генетико-демографических параметров. Эта работа привлекает внимание своей основательностью. Она час-

тично совпадает с выводами других авторов (Шереметьева, Горшков, 1981; Sukernik *et al.*, 1981) о действии не только генного дрейфа, но и естественного отбора в северо-восточных популяциях и противоречит предположениям А.Н. Евсюкова с соавторами (2000) о доминирующем действии генного дрейфа на Камчатке и северном побережье Охотского моря. Позднее вновь была подтверждена ключевая роль естественного отбора в формировании структуры ядерного и митохондриального генома коряков, чукчей и азиатских эскимосов (Малярчук, Соловенчук, 1997).

Р.И. Сукерник с соавторами (Sukernik *et al.*, 1981) на основании представительных выборок показали роль генного дрейфа в дифференциации субпопуляций чукчей и эскимосов по локусам *MNSs*, *Rh* и *P*, стабилизирующего отбора в субпопуляциях чукчей по локусу *AcP* и дизруптивного отбора по локусу *P*. При анализе генетической дифференциации эскимосов Азии и Аляски авторы рассмотрели такие вопросы, как резкое сокращение численности эскимосов в результате эпидемий второй половины XIX–первой четверти XX вв., миграция части эскимосов с Чукотки на Аляску, эффект основателя. Таким образом, на генетическую дифференциацию популяций северо-востока Сибири оказало влияние множество различных факторов помимо естественного отбора. Возможно, для снятия противоречий в трактовке факторов микроэволюции дальневосточных популяций коренных жителей необходимо более полное ретроспективное изучение картины миграции, с одной стороны, и репродукции – с другой.

При изучении эвенов Чукотки на основе анализа генетической структуры по 33 локусам эритроцитарных и сывороточных полиморфных систем и вкусовой чувствительности было показано, что эвены Чукотки значимо ближе к корякам, чукчам и эскимосам, чем к эвенкам Сибири (Соловенчук, Глушенко, 1985а), что авторы объяснили процессами адаптации эвенов к экологическим условиям Северо-Восточной Азии. Не ставя под сомнение влияние экстремальных условий среды данных регионов и роли естественного отбора как одного из факторов, определивших сходство генетической структуры изученных популяций, нельзя не учиты-

вать роли коряков и юкагиров в формировании эвенов, а также брачной миграции между эвенами, коряками, чукчами и эскимосами за последние 200 лет проживания эвенов на Чукотке. Подобного анализа в работе не приводится.

В настоящее время возрастает значение проведенного в период относительной сохранности популяции (1960-е гг.) изучения распределения частот генов групп крови (*ABO*, *MNSs* и *Rh*) в трех субпопуляциях тофаларов, а также у тувинцев-тоджинцев и тувинцев (Рычков и др., 1969). Полученные результаты позволили авторам сделать предположение об исходной гетерогенности субпопуляций тофаларов, благодаря действию случайного дрейфа генов в условиях разобщенности и инбридинга. Кроме того, авторы установили наличие потока миграции генов в направлении от Тувы через Тоджу в Тофаларию, при этом обратное движение генов происходило в 10 раз медленнее. К сожалению, полученные данные основаны на анализе генных частот и не подкреплены анализом динамики миграционных потоков между популяциями, оценкой коэффициента инбридинга и распределения родов (в том числе общих с тувинцами по происхождению). Перечисленные факторы также могли повлиять на выявленные внутривнутрипопуляционные различия по генетическим частотам. Так, при сравнении тофаларов пос. Алыгджер с тувинцами по маркерам мтДНК (Деренко, Малярчук, 2002) объясняют близость их в филогенетическом древе общностью этнической истории и участием рода Чогда, имеющего общее происхождение с тувинцами, в формировании субпопуляции Алыгджер у тофаларов.

На основании анализа генеалогии алеутов и их генетической структуры по локусам *ABO*, *MNSs*, *Rh*, *Diego*, *Lewis*, *P*, *Kell*, *Duffy*, *Tf*, *Hr* и *PTC* в экспедиции 1970 г. Ю.Г. Рычков и В.А. Шереметьева (1972 а, б) сделали заключение о том, что ядро поколений алеутов на тот момент непосредственно восходит к алеутам и креолам – основателям популяции, а смешение алеутов с инородным населением не оказало значительного влияния на их генофонд. Более поздние исследования популяции алеутов Командорских островов по локусам системы *HLA-II*

(Володько и др., 2003) позволили установить, что вклад иммигрантов в генофонд алеутов составил 52 %, однако авторами не обоснованы причины расхождения с заключением Ю.Г. Рычкова и В.А. Шереметьевой (1972а, б), не представлен анализ генетико-демографической структуры популяции на момент исследования с учетом изменений, которые произошли в популяции с 1970 г.

Заключение

Таким образом, сибирские популяции на протяжении длительной истории их развития характеризовались динамичностью картины расселения и межэтнической брачной миграции, что, возможно, противодействовало генному дрейфу в популяциях с малым эффективным размером. Изучение характера репродукции и индекса Кроу позволяет предположить существенную роль в прошлом естественного отбора в микроэволюции сибирских популяций с доминирующим вкладом в него дифференциальной смертности, наиболее высокой в регионах Севера. Переход кочевых народов на оседлость в советский период привел к резкому снижению роли дрейфа генов и естественного отбора, последнее, возможно, за исключением перинатальных потерь. Ведущим фактором, влияющим на дальнейшую эволюцию малочисленных сибирских популяций, становится их консолидация в межнациональных поселках, приводящая к росту частоты межэтнических браков и ассимиляции пришлым населением, причем указанные процессы иногда протекают в условиях относительной территориальной изоляции смешанных популяций. Данный процесс идет неравномерно и в значительно меньшей степени выражен в таких достаточно крупных популяциях, как тувинцы, ханты, якуты и некоторые другие.

В изучении генетико-демографической структуры сибирских популяций существует еще много белых пятен в отличие от ряда основательно изученных коренных народов европейской части России, например, марийцев (Наследственные болезни..., 2002), народов Дагестана (Булаева и др., 1995а, б, 1997).

Недостаточная изученность динамики генетико-демографических процессов в сибирских популяциях, их особенностей на современном этапе и в прошлом тормозит,

на наш взгляд, дальнейший успех в области изучения микроэволюции, филогенеза популяций человека и этногенетики.

По-прежнему нередко остаются нерешенными следующие вопросы:

- какие факторы в наибольшей степени определяют динамику популяционных процессов с момента формирования популяции и до настоящего времени;
- в какой мере выборка для исследований адекватна и отражает генетический портрет современной популяции и/или позволяет реконструировать ее историю.

Проблема реконструкции динамики популяционных процессов необычайно сложна. Поиск совместных подходов к анализу этих процессов с точки зрения генетики, этнографии, антропологии, демографии, археологии позволит подойти к ее решению.

Работа поддержана грантами РФФИ № 05-06-80333, № 05-06-88015 и Программой Президиума РАН № 24.4. «Динамика генофондов растений, животных и человека».

Литература

- Абанина Т.А. Популяционная структура лесных ненцев: демографические характеристики, структура браков, миграция, анализ смешения // Генетика. 1982. Т. 18. № 11. С. 1884–1893.
- Абанина Т.А. Генетико-демографическое исследование популяции лесных ненцев Западной Сибири. Брачная структура. Репродукция: Автореф. дис. ... канд. мед. наук. М.: Ин-т мед. генетики АМН СССР, 1983. 18 с.
- Абанина Т.А., Сукерник Р.И. Популяционная структура лесных ненцев. Сообщение II. Результаты генеалогического изучения // Генетика. 1980. Т. 16. №1. С. 156–164.
- Аксянова Г.А., Богашев А.Н., Богордаева А.А. и др. Этнография и антропология Ямала / Ред. А.Н. Богашев. Новосибирск: Наука, 2003. С. 139.
- Алеуты http://www.acdi-cida.ru/cida_inform/chronika/august/08_45.html#13
- Алтухов Ю.П. Внутривидовое генетическое разнообразие: мониторинг и принципы сохранения // Генетика. 1995. Т. 31. № 10. С. 1333–1357.
- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. С. 340–367.
- Алтухов Ю.П., Рычков Ю.Г. Популяционные системы и их структурные компоненты. Генетическая стабильность и изменчивость // Журн. общ. биологии. 1970. Т. 31. № 5. С. 507–526.

- Арутюнов С.А., Крупник И.И., Членов М.А. Китовая аллея. М.: Наука, 1982. 175 с.
- Балановская Е.В., Почешкова Э.А., Балановский О.П., Гинтер Е.К. Геногеографический анализ подразделенной популяции. II. География случайного инбридинга (по частотам фамилий у адыгов) // Генетика. 2000. Т. 36. № 8. С. 1126–1139.
- Балановская Е.В., Рычков Ю.Г. Этническая генетика: этногеографическое разнообразие генофонда народов мира // Генетика. 1990. Т. 26. № 1. С. 114–121.
- Бахолдина В.Ю., Шереметьева В.А. Миграционная структура как элемент адаптационной системы популяции (на примере нивхов Нижнего Амура и Сахалина) // Вопр. антропологии. 1989. Вып. 82. С. 3–12.
- Большакова Л.И., Ревазов А.А. Наследуемость плодовитости в популяциях человека и структура индекса Кроу // Генетика. 1988. Т. 24. № 2. С. 340–349.
- Булаева К.Б., Курбатова О.Л., Павлова Т.А. и др. Генетико-демографическое исследование горских популяций Дагестана и мигрантов из них на равнину. Сравнение основных параметров приспособленности // Генетика. 1995а. Т. 31. № 9. С. 1300–1307.
- Булаева К.Б., Павлова Т.А., Бодя И.Е. и др. Генетико-демографическое исследование горских популяций Дагестана и мигрантов из них на равнину. Изучение генетической и брачной структуры // Генетика. 1995б. Т. 31. № 8. С. 1154–1162.
- Булаева К.Б., Рогова И.Е., Павлова Т.А. и др. Сравнительное изучение генетической адаптации жителей высокогорного Кавказа к историческим и городским условиям среды // Генетика. 1997. Т. 33. № 11. С. 1565–1571.
- Васильев В.И. Проблемы формирования северо-самодийских народностей. М.: Наука, 1979. 242 с.
- Васильевский Р.С. Происхождение и древняя культура коряков. Новосибирск, 1971. 176 с.
- Вдовин И.С. Очерки истории и этнографии чукчей / Ред. Л.П. Потапов. М.: Наука, 1965. 403 с.
- Вибе В.П. Популяционно-генетическое изучение азиатских эскимосов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1990. 16 с.
- Вибе В.П. Генетико-демографические процессы в современной популяции азиатских эскимосов // Популяционно-генетическое изучение северных народностей / Ред. В.К. Шумный, С.Н. Родин. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 1992. С. 66–76.
- Воронина В.Г. Генетико-антропологическая характеристика коренного населения Приморского края. Сообщение I. Популяционно-генетические данные о народах Приморья // Вопр. антропологии. 1975. Вып. 50. С. 46–67.
- Володько Н.В., Дербенева О.А., Уйнук-оол Е.С., Сукерник Р.И. Генетическая история алеутов Командорских островов по результатам анализа изменчивости генов HLA-II // Генетика. 2003. Т. 39. № 12. С. 1710–1718.
- Всесоюзная перепись населения, 1989. http://demoscope.ru/weekly/ssp/rus_nac_89.php
- Всероссийская перепись населения РФ, 2002. www.demoscope.ru/weekly/ssp/rus2002_02.php
- Гоголев А.И. Якуты: проблемы этногенеза и формирования культуры. Якутск, 1993.
- Гольцова Т.В. Родственные браки, инбридинг и его эффекты у нганасан Таймыра // Генетика. 1981. Т. 17. № 5. С. 896–905.
- Гольцова Т.В. Динамика популяционной структуры нганасан Таймыра: генетико-демографические аспекты // Бюл. СО РАМН. 1998. № 3. С. 112–116.
- Гольцова Т.В., Абанина Т.В. Динамика популяционной структуры коренных жителей Таймыра – нганасан: брачная миграция, инбридинг // Генетика и патология человека / Ред. В.П. Пузырев. Томск, 2000. С. 31–38.
- Гольцова Т.В., Осипова Л.П., Жаданов С.И., Виллемс Р. Влияние брачной миграции на генетическую структуру популяции нганасан Таймыра: генеалогический анализ по маркерам митохондриальной ДНК // Генетика. 2005. № 7. С. 954–965.
- Гольцова Т.В., Сукерник Р.И. Генетическая структура обособленной группы коренного населения Северной Сибири – нганасан (тавгийцев) Таймыра Сообщение. IV. Изучение популяционной динамики // Генетика. 1979. Т. 15. № 4. С. 734–744.
- Гурвич И.С. Этническая история Северо-Востока Сибири // Труды ИЭ АН СССР. Т. 89. М.: Наука, 1966. 270 с.
- Гурвич И.С. Юагиры. Северные якуты и долганы. Северо-восточные палеоазиаты и эскимосы // Этническая история народов Севера: Сб. статей ИЭ АН СССР. М.: Наука, 1982. С. 168–223.
- Деренко М.В., Малярчук Б.А. Генетическая история коренного населения Северной Азии // Природа. 2002. № 10. <http://courier.com.ru/priroda/index1002.htm>.
- Долгих Б.О. Происхождение нганасан // Сибирский этнографический сборник I / Труды Института этнографии. Новая серия. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 18. С. 5–87.
- Долгих Б.О. Родовой и племенной состав народов Сибири в XVIII веке // Труды Института этнографии. Новая серия. М.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 55. С. 119–128.

- Долгих Б.О. Родовая экзогамия у нганасан и энцев // Труды Института этнографии. Новая серия. М.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 78. С. 197–225.
- Долгих Б.О. Происхождение долган // Труды ИЭ. Т. 84. М., 1963.
- Долгих Б.О. Очерки по этнической истории ненцев и энцев. М., 1970. 270 с.
- Дуброва Ю.Е., Икрамов К.М., Кучер А.Н., Алтухов Ю.П. Популяционно-генетическое изучение дифференциальной плодовитости человека (на примере привычного невынашивания беременности). Сообщение VI. Неспецифические факторы риска для привычного невынашивания беременности // Генетика. 1988. Т. 24. № 2. С. 350–355.
- Дуброва Ю.Е., Карафет Т.М., Осипова Л.П. Гетерозиготность и плодовитость у северных селькупов // Генетика. 1993. Т. 29. № 10. С. 1697–1701.
- Дуброва Ю.Е., Карафет Т.М., Сукерник Р.И., Гольцова Т.В. Изучение связи гетерозиготности с параметрами плодовитости у лесных ненцев и нганасан // Генетика. 1990а. Т. 26. № 1. С. 122–129.
- Дуброва Ю.Е., Посух О.Л., Сукерник Р.И. Отрицательная связь между гетерозиготностью и потенциальной плодовитостью в популяции эвенов Якутии // Генетика. 1990б. Т. 26. № 10. С. 1880–1883.
- Дыренкова Н.П. Тофаларский язык // Тюркологические исследования. М.; Л., 1963.
- Евсюков А.Н., Жукова О.В., Рычков Ю.Г., Шереметьева В.А. География генетических процессов народонаселения: генные миграции в Сибири и на Дальнем Востоке // Генетика. 2000. Т. 36. № 2. С. 271–282.
- Евсюков А.Н., Жукова О.В., Шереметьева В.А. и др. География эффективного размера сельского населения Северной Евразии. Географическая корреляция эффективного размера и уровня гетерозиготности // Генетика. 1996. Т. 32. № 11. С. 1583–1591.
- Казаченко Б.Н. Генетико-демографический подход в антропологических исследованиях. III. Использование фамилий для изучения структуры хакасских популяций // Науч. докл. высшей школы. Биологические науки. 1987. № 7. С. 78–83.
- Карафет Т.М., Посух О.Л., Осипова Л.П. Популяционно-генетические исследования коренных жителей сибирского севера // Сиб. экологический журнал. 1994. Т. 1. № 2. С. 113–127.
- Кашинская Ю.О. Сравнительный генетико-демографический анализ и особенности генетической структуры популяций южных алтайцев, кетов и казахов Алтая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2001. 17 с.
- Кириллина В.И., Прокопьева Ю.Н., Губина М.А. и др. Динамика генетико-демографических процессов в популяциях Нюрбинского и Усть-Алданского улусов Республики Саха (Якутия) // Популяционно-генетическое изучение народа Саха. Якутск, 2001. С. 8–54.
- Козлова С.И., Анфалова Т.В., Рубановская Н.А. и др. Медико-генетическая характеристика удэгейцев Приморского края // Генетика. 1982. Т. 18. № 9. С. 1550–1553.
- Кривоногов В.П. Этнические процессы у малочисленных народов Средней Сибири. Красноярск: Изд-во КГПУ, 1998. 320 с.
- Кучер А.Н., Максимова Н.Р., Ноговицина А.Н., Сухомясова А.Л. Генетико-демографическое описание сельского населения Усть-Алданского улуса Республики Саха (Якутия): национальный и половозрастной состав, витальные статистики, фамильная структура // Генетика. 2004а. Т. 40. № 5. С. 677–684.
- Кучер А.Н., Максимова Н.Р., Ноговицина А.Н., Сухомясова А.Л. Генетико-демографическое описание сельского населения Усть-Алданского улуса Республики Саха (Якутия): миграция и структура браков // Генетика. 2004б. Т. 40. № 5. С. 685–690.
- Кучер А.Н., Пузырев В.П., Санчат Н.О., Эрдынеева Л.С. Генетико-демографическая характеристика сельского населения Республики Тува: национальный, родоплеменной, половозрастной состав // Генетика. 1999а. Т. 35. № 5. С. 688–694.
- Кучер А.Н., Пузырев В.П., Санчат Н.О., Эрдынеева Л.С. Генетико-демографическая характеристика сельского населения Республики Тува: репродуктивные показатели, структура индексов Кроу // Генетика. 1999б. Т. 35. № 6. С. 811–817.
- Кучер А.Н., Тадинова В.Н., Пузырев В.П. Генетико-демографическая характеристика сельских популяций Республики Алтай: динамика брачной структуры // Генетика. 2005а. Т. 41. № 2. С. 261–268.
- Кучер А.Н., Тадинова В.Н., Пузырев В.П. Генетико-демографическая характеристика сельских популяций Республики Алтай: половозрастной состав, фамильная и родовая структура // Генетика. 2005б. Т. 41. № 2. С. 254–260.
- Ларькин В.Г. Некоторые данные о родovém составе удэгейцев // Краткие сообщения Института этнографии АН СССР. 1957. Вып. 27. С. 35.
- Лемза С.В. Генетико-демографическая структура и взаимосвязь генетического полиморфизма с изменчивостью количественных признаков в популяции северных хантов: Автореф. дис. ...

- канд. биол. наук. М.: Ин-т мед генетики АМН СССР, 1986. 28 с.
- Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978. 555 с.
- Малярчук Б.А., Соловенчук Л.Л. Отрицательная связь между изменчивостью ядерного и митохондриального геномов в популяциях арктических монголоидов Северо-Восточной Азии // Генетика. 1997. Т. 33. № 4. С. 532–538.
- Наследственные болезни в популяциях человека / Под ред. Е.К. Гинтера. М.: Медицина, 2002. 304 с.
- Народы Сибири / Под ред. М.Г. Левина, Л.П. Потапова. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 1083 с.
- Ненцы, <http://www.narodru.ru/peoples1251.html>
- Осипова Л.П. Полиморфизм аллотипов иммуноглобулинов (система Gm) в антропологических изолятах Северной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1987. 16 с.
- Осипова Л.П. Генетические маркеры иммуноглобулинов (система Gm) для оценки процессов миграции и метисации в популяциях человека в Северной Сибири // Сиб. экол. журнал. 1994. № 2. С. 129–140.
- Осипова Л.П., Кашинская Ю.О., Посух О.Л. и др. Генетико-демографический анализ популяции южных алтайцев пос. Мендур-Соккон (Республика Алтай) // Генетика. 1997. Т. 33. № 11. С. 1559–1564.
- Осипова Л.П., Посух О.Л., Ивакин Е.А. и др. Генофонд коренных жителей Самбургской тундры // Генетика. 1996. Т. 32. № 6. С. 830–836.
- Осипова Л.П., Табиханова Л.Э., Чуркина Т.В. Динамика генетико-демографических процессов в популяциях коренного населения Шурышкарского района ЯНАО // Коренное население Шурышкарского района Ямало-Ненецкого автономного округа: демографические, генетические и медицинские аспекты / Отв. ред. Л.П. Осипова. Новосибирск: ИПП «Арт-Авеню», 2005. С. 9–45.
- Патканов С.К. Статистические данные, показывающие племенной состав населения Сибири, язык и роды инородцев. Спб., 1912. Т. III. С. 710–711.
- Пелих Г.И. Происхождение селькупов / Ред. Л.П. Потапов. Томск: Изд-во ТГУ, 1972. 424 с.
- Посух О.Л. Генетико-демографическое изучение популяций эвенов и юкагиров Якутии // Популяционно-генетическое изучение северных народностей / Отв. ред. В.К. Шумный, С.Н. Родин. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 1992. С. 41–65.
- Посух О.Л., Вибе В.П., Сукерник Р.И. Генетическое и экологическое изучение коренных жителей Северо-Востока Сибири. Сообщение III. Демографическая структура трех современных популяций эвенов Якутии // Генетика. 1990а. Т. 26. № 9. С. 1628–1636.
- Посух О.Л., Вибе В.П., Сукерник Р.И. и др. Генетическое и экологическое изучение коренных жителей Северо-Востока Сибири. Сообщение IV. Генофонд и генетическая структура трех современных популяций эвенов Якутии // Генетика. 1990б. Т. 26. № 9. С. 1637–1647.
- Посух О.Л., Осипова Л.П., Крюков Ю.А., Ивакин Е.А. Генетико-демографический анализ популяции коренных жителей Самбургской тундры // Генетика. 1996. Т. 32. № 6. С. 822–829.
- Потапов В.П. Очерк народного быта тувинцев. М.: Наука, 1969. 402 с.
- Пузырев В.П. Народности Севера: генетические аспекты здоровья (к концепции развития). Томск, 1988. 27 с.
- Пузырев В.П. Генетико-демографические события и экологическое напряжение в народонаселении Сибири // Сиб. экол. журнал. 1994. Т. 1. № 2. С. 101–112.
- Пузырев В.П., Абанина Т.А., Назаренко Л.П. и др. Медико-генетическое исследование хантыйского населения сельского Совета Овгорт Ямало-Ненецкого автономного округа // Генетика. 1985. Т. 21. № 2. С. 332–337.
- Пузырев В.П., Абанина Т.А., Назаренко Л.П. и др. Комплексное медико-генетическое изучение населения Западной Сибири. I. Постановка проблемы. Цели и задачи исследования. Популяционно-генетическая характеристика северных хантов // Генетика. 1987. Т. 23. № 2. С. 355–363.
- Пузырев В.П., Эрдынеева Л.С., Кучер А.Н., Назаренко Л.П. Генетико-эпидемиологическое исследование населения Тувы. Томск: STT, 1999. 255 с.
- Рычков Ю.Г. Генетика демографических процессов в народонаселении // Вопр. антропологии. 1982. Вып. 70. С. 3–12.
- Рычков Ю.Г. Геохронология исторических событий // Вопр. антропологии. 1986. Вып. 77. С. 3–18.
- Рычков Ю.Г., Перевозчиков И.В., Шереметьева В.А. и др. К популяционной генетике коренного населения Сибири. Восточные Саяны // Вопр. антропологии. 1969. Вып. 31. С. 3–32.
- Рычков Ю.Г., Таусик Н.Е., Таусик Т.Н. и др. Генетика и антропология популяций таежных охотников-оленьеводов Сибири (эвенки Средней Сибири). Сообщение I. Родовая структура, субизоляты и инбридинг в эвенкийской популяции // Вопр. антропологии. 1974а. Вып. 47. С. 3–26.

- Рычков Ю.Г., Таусик Н.Е., Таусик Т.Н. и др. Генетика и антропология популяций таежных охотников-оленоводов Сибири (эвенки Средней Сибири). Сообщение II. Эффективный размер, временная и пространственная структура популяции и интенсивность миграции генов // *Вопр. антропологии*. 1974б. Вып. 48. С. 3–17.
- Рычков Ю.Г., Шереметьева В.А. Популяционная генетика алеутов Командорских островов (в связи с проблемами истории народов и адаптации населения древней Берингии). Сообщение I // *Вопр. антропологии*. 1972а. Вып. 40. С. 45–69.
- Рычков Ю.Г., Шереметьева В.А. Популяционная генетика алеутов Командорских островов (в связи с проблемами истории народов и адаптации населения древней Берингии). Сообщение II. Командорский масштаб для изучения генетической дифференциации на севере Тихоокеанского бассейна // *Вопр. антропологии*. 1972б. Вып. 41 С. 3–18.
- Рычков Ю.Г., Шереметьева В.А. Популяционная генетика народов Севера Тихоокеанского бассейна в связи с проблемами истории и адаптации населения. III. Популяции азиатских эскимосов и чукчей побережья Берингова моря // *Вопр. антропологии*. 1972в. Вып. 42. С. 3–30.
- Рычков Ю.Г., Шереметьева В.А. Факторы генетической дифференциации популяционной системы коренного населения Северной Азии. Сообщение II. Структура генной миграции в Сибири и адаптивная ценность АВО в Северной Азии // *Генетика*. 1974. Т. 10. № 8. С. 147–159.
- Рычков Ю.Г., Ящук Е.В. Генетика и этногенез // *Вопр. антропологии*. 1980. Вып. 64. С. 23–39.
- Рычков Ю.Г., Ящук Е.В. Генетика и этногенез. Историческая упорядоченность генетической дифференциации популяций человека (модель и реальность) // *Вопр. антропологии*. 1985. Вып. 75. С. 97–116.
- Санчат Н.О. Популяционно-генетическое изучение народонаселения Республики Тува: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: ТНЦ СО РАМН, 1998. 24 с.
- Сердобов Н.А. История формирования тувинской нации. Кызыл: Тув. кн. изд-во, 1971. 482 с.
- Скобелев С.Г., 2001. www.kyrgyz.ru/?page=271
- Соколова З.П. О происхождении обско-угорских имен и фамилий // *Личные имена в прошлом, настоящем и будущем*. М.: Наука, 1970. С. 268.
- Соловечук Л.Л. Корреляция генетических и демографических различий между популяциями коренного населения Северо-Востока СССР // *Генетика*. 1989. Т. 24. № 4. С. 744–751.
- Соловечук Л.Л., Глушенко А.Н. Генетическая структура популяций коренных жителей Северо-Востока СССР. Сообщение V. Эвенки Чукотки // *Генетика*. 1985а. Т. 21. № 9. С. 1557–1565.
- Соловечук Л.Л., Гельфгат Е.Л., Глушенко А.Н. Генетическая структура популяций коренных жителей Северо-Востока СССР. Сообщение IV. Коряки Камчатки // *Генетика*. 1985б. Т. 21. № 8. С. 1387–1397.
- Спицын В.А., Агапова Р.К., Спицына Н.Х. Эффекты максимально возможного потенциального отбора в мировой популяции. Новые данные о структуре отбора в CIS нациях // *Генетика*. 1994. Т. 30. № 1. С. 115–118.
- Спицын В.А., Казаченко Б.Н., Шибан Г.В. Генная дифференциация коренного населения Северной Азии: степень генного разнообразия на различных уровнях иерархической структуры // *Популяционно-генетические исследования народов Южного Урала*. Уфа, 1981. С. 72–82.
- Сукерник Р.И., Вибе В.П., Карафет Т.М. и др. Генетическое и экологическое изучение коренных жителей Северо-Востока Сибири. Сообщение II. Полиморфные системы крови, аллотипы иммуноглобулинов и другие генетические маркеры у азиатских эскимосов. Генетическая структура эскимосов Берингова моря // *Генетика*. 1986а. Т. 22. № 9. С. 2369–2380.
- Сукерник Р.И., Осипова Л.П., Карафет Т.М. и др. Генетическое и экологическое изучение коренных жителей Северо-Востока Сибири. Сообщение I. Gm-гаплотипы и их частоты в десяти чукотских популяциях. Генетическая структура оленных чукчей // *Генетика*. 1986б. Т. 22. № 9. С. 2361–2368.
- Тарская Л.А., Ельчинова Г.И., Варзарь А.М., Шаброва Е.В. Генетико-демографическая характеристика якутов: параметры репродукции // *Генетика*. 2002. Т. 38. № 7. С. 985–991.
- Тимаков В.В., Курбатова О.Л. Значения индексов потенциального отбора для населения СССР // *Генетика*. 1991. Т. 27. № 5. С. 928–937.
- Туголуков В.А. Эвенки // *Этническая история народов Севера / Под. ред. И.С. Гурвича*. М.: Наука, 1982. С. 155–167.
- Шереметьева В.А., Горшков В.А. Коряки Камчатки. Генетическая дифференциация популяции // *Генетика*. 1981. Т. 17. № 7. С. 1309–1312.
- Шереметьева В.А., Горшков В.А. Коряки Камчатки. Пространственная структура. Эффективный размер и миграции генов в популяции // *Генетика*. 1982. Т. 18. № 8. С. 1363–1370.
- Cavalli-Sforza L.L., Bodmer W.F. *The Genetics of Human Populations*. San Francisco: W.F. Freeman Co., 1971. 962 p.
- Crow J.F. Some possibilities for measuring selection intensities in man // *Hum. Biol.* 1958. V. 30. № 1. P. 1–13.

- Crow J.P., Mange A.P. Measurement of inbreeding from the frequency of marriages between persons of the same surname // *Eug. Quarterly*. 1965. V. 12. № 4. P. 199–203.
- Current Developments in Anthropological Genetics. Vol. 1. Theory and Methods / Ed. J.H. Mielke, M.H. Crawford. New-York; London: Plenum Press, 1980. 436 p.
- Jacquard A. Inbreeding: one word, several meanings // *Theor. Population Biol.* 1975. V. 7. № 3. P. 338–363.
- Johnston F.E., Kesinger K.M. Fertility and mortality differentials and their implications for microevolutionary change among the Cashinahua // *Hum. Biol.* 1971. V. 43. № 3. P. 356–364.
- Jorde L.B. The genetic structure of subdivided human populations: a review // *Current Developments in Anthropological Genetics* / Eds J.H. Mielke, M.H. Crawford. N.Y.: Plenum Press, 1980. V. 1. P. 135–208.
- Kimura M., Weiss G.H. A stepping-stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance // *Genetics*. 1964. V. 49. № 4. P. 561–576.
- Kimura M., Ohta T. *Theoretical Aspects of Population Genetics*. Princeton (N.J.): Princeton Univ. Press, 1971. 219 p.
- Kurbatova O.L., Pobedonostseva E.Yu., Privalova V.A. Strategies of adaptation: interpopulation selection differentials // *J. Physiol. Anthropol. Appl. Human Sci.* 2005. V. 24. № 4. P. 363–365.
- Lasker G.W. A coefficient of relationship by isonymy: a method for estimating the genetic relationship between populations // *Hum. Biol.* 1977. V. 49. № 3. P. 489–493.
- Lasker G.W. Surnames in the study of human biology // *Amer. Anthropol.* 1980. V. 82. № 3. P. 525–538.
- Lasker G.W., Kaplan B.A. Surnames and genetic structure: repetition of the same pairs of names of married couples, a measure of subdivision of the population // *Hum Biol.* 1985. V. 57. № 3. P. 431–440.
- Madrigal L., Relethford J.H., Crawford M.H. Heritability and anthropometric influence on human fertility // *Am. J. Hum. Biol.* 2003. V. 15. № 1. P. 16–22.
- Nei M., Chakravarti A., Tatenno Y. Mean and F_{ST} in a finite number of incompletely isolated populations // *Theor. Pop. Biol.* 1977. V. 11. № 3. P. 291–306.
- Pettay J.E., Kruuk L.E., Jokela J., Lummaa V. Heritability and genetic constraints of life-history trait evolution in preindustrial humans // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2005. V. 102. № 8. P. 2838–2843.
- Reid R.M. Inbreeding in human populations // *Methods and Theories of Anthropological Genetics* / Ed. M.H. Crawford, P.H. Workman. Albuquerque: University of New Mexico Press, 1973. P. 83–116.
- Sukernik R.I., Lemza S.V., Karaphet T.M., Osipova L.P. Reindeer Chukchi and Siberian Eskimos: studies on blood groups, serum proteins, and red cell enzymes with regard to genetic heterogeneity // *Amer. J. Phys. Anthropol.* 1981. V. 55. P. 121–128.
- Ward R.H., Neel J.V. Gene frequencies and micro-differentiation among the Makiritare Indians. IV. A comparison of a genetic network with ethno-history and migration matrices; a new index of genetic isolation // *Am. J. Hum. Genet.* 1970. V. 22. № 5. P. 538–561.
- Wright S. The genetic structure of populations // *Ann. Eugen.* 1951. V. 15. P. 323–354.
- Wright S. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating // *Evolution*. 1965. V. 19. P. 395–420.
- Wright S. *The theory of gene frequencies* // *Evolution and the Genetics of Populations*. V. 2. Chicago: University of Chicago Press, 1969.

**GENETIC DEMOGRAPHY STRUCTURE
OF ABORIGINE SIBERIAN POPULATIONS
IN CONNECTION WITH PROBLEMS OF MICROEVOLUTION**

T.V. Goltsova^{1,2}, L.P. Osipova¹

¹ Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Science,
Novosibirsk, Russia, e-mail: ibch@soramn.ru, ludos@bionet.nsc.ru,

² Scientific Research Institute, Biochemistry of Russian Academy of Medical Science,
Novosibirsk, Russia, e-mail: ibch@soramn.ru

Summary

The basic characteristics of the Siberian populations are considered: dynamics population, age, changes of territory and subpopulation structure, interethnic marriages, the effective population size, migration, an inbreeding estimation on family trees, isonymy and to migration models, Crow index, connection of heterozygosity with a reproduction. It is shown, that the most part of the Siberian populations from the moment of their formation is characterized by a relative youth (100–400 years), relative variability of territorial subdivision, the small effective size of the subpopulations, traditional marriages with the neighbour ethnic groups. Transition most of nomadic peoples into settled way of life has led to their assimilation by each other and by the newcomers population, first of all, small Siberian populations (Entsy, Tofalars, Yukaghirs, Kets, Asian Eskimos, etc.). It is shown, that the given process proceeds non-uniformly in space and in time. The greatest safety characterizes now Tuvinians, Yakuts, Northern Khants and some others. The index of potential natural selection tends to decrease in time due to sharp decrease in prereproductive mortality and expansion of the family size control. Some problems of microevolution factors interpretation are considered from the genetic demography point of view.