

## ГОРОДСКИЕ ПОПУЛЯЦИИ: ВОЗМОЖНОСТИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДЕМОГРАФИИ (МИГРАЦИЯ, ПОДРАЗДЕЛЕННОСТЬ, АУТБРИДИНГ)

О.Л. Курбатова, Е.Ю. Победоносцева

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия, e-mail: kurbatova@vigg.ru

Рассмотрено своеобразие городского населения как объекта популяционно-генетического исследования. Описаны методы генетической демографии, позволяющие оценить важнейшие параметры популяционной структуры городов на основе статистических данных и архивных материалов. На основе проводимого авторами многолетнего изучения московской популяции с привлечением литературных данных по другим городам России и ближнего зарубежья проанализирована динамика параметров миграции, брачной структуры и территориальной неоднородности расселения. Представлена модель генетико-демографических процессов в мегаполисе – новом аутбредном типе популяционной структуры, превращающемся в центр панмиксии различных этнотерриториальных групп населения. Ведущим фактором популяционной динамики, приводящим к нестабильности генофонда мегаполиса, является центростремительная миграция, увеличивающая его внутривнутрипопуляционное генетическое разнообразие. Дан прогноз динамики частот некоторых генетических маркеров, в том числе генов наследственных заболеваний, в городской популяции под воздействием миграции. Сформулированные в статье представления о сложности и динамичности популяционной структуры городов могут представить интерес не только для фундаментальной науки, но и для специалистов в области медицинской генетики, профилактической и судебной медицины.

### Введение

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

Каковы же отличительные особенности городов? Представители разных наук, вне всякого сомнения, по-разному ответят на этот вопрос. Согласно определению «Демографического энциклопедического словаря» (1985), город – населенный пункт, обладающий значительной (критерии устанавливаются законодательством государства) численностью населения, занятого главным образом вне сельского хозяйства. С точки зрения эколога, город – это специфическая экологическая ниша, в которой достигается высочайшая

концентрация населения, хозяйственной деятельности, торговли, власти и идеологической жизни, что обуславливает и высокую профессиональную дифференциацию жителей (Алексеев, 1993). Медики отметят дестабилизацию эпидемиологической обстановки, связанную с высокой плотностью населения, стрессом, гиподинамией и загрязнением окружающей среды, а также особый – усредненный тип питания, основанный на пищевой индустрии и отличающийся более калорийной, богатой белками и разнообразной (в том числе и «экзотической») пищей. С точки зрения психолога, в городах происходит модификация пространственного восприятия окружающей среды и психологических стереотипов (замкнутое пространство); расширение кругозора, увеличение интенсивности общения, усложнение психологической сферы, связанное с необходимостью дисциплины и подчинения. Антропологи отмечают особенности конституциональных типов городского населения и большую выраженность процессов акселерации (Алексеева, 1998).

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

Но как бы то ни было, большая часть человечества в настоящее время проживает в городах, например, в России по данным последней переписи (Итоги Всероссийской переписи населения 2002 г., 2005) – 73 % (более 106 млн чел.), в 13 городах-«миллионниках» проживает почти пятая часть населения страны. Возрастает необходимость создания баз данных по генетической структуре населения городов с использованием как классических, так и ДНК-маркеров в практических целях – для медицинской генетики и профилактической и судебной медицины (Животовский, Хуснутдинова, 2003). Однако, если лабораторные методы одинаковы для популяций всех типов, то методы анализа популяционной структуры должны иметь свою специфику. Это предмет отдельной области популяционной генетики – *демографической генетики* (Рычков, 1979, 1985) или, как чаще ее называют в англоязычной литературе, *генетической демографии* (Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971).

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

Большую сложность при изучении город-

ских популяций представляет специфика проявления всех основных факторов популяционной динамики: миграции, естественного отбора, мутационного процесса и генного дрейфа. Первые три фактора видоизменились как в количественном, так и в качественном выражении, а генный дрейф, столь эффективный на протяжении большей части истории человечества, практически потерял значение в силу огромного объема популяций (Алтухов, 2003). Поэтому модели и методы, разработанные для изучения изолятов и «малых народов», мало пригодны для мегаполисов.

Актуальность генетико-демографического изучения современного городского населения обусловлена тем, что без учета особенностей его сложной популяционной структуры невозможно даже грамотное формирование выборки для исследования методами «маркерной» генетики. Кроме того, лишь демографическая генетика дает исследователю инструмент прогнозирования динамики генофондов.

Исторически демографическая генетика городского населения получила большее развитие в СССР, чем за рубежом. Исследования в этом направлении были начаты одним из авторов этой статьи в конце 1960-х гг. на кафедре антропологии МГУ под руководством проф. Ю.Г. Рычкова и затем продолжены в ИОГен РАН. В результате многолетнего изучения московской популяции создана модель генетико-демографического процесса в мегаполисе (Курбатова, 1975, 1977; Курбатова и др., 1984, 1997; Курбатова, Победоносцева 1988а, б, 1992, 2004; Победоносцева и др., 1998; Свежинский и др., 1999; Kurbatova, Pobedonostseva, 1991, 1992). Была защищена первая в стране диссертация по этой теме (Курбатова, 1977). В процессе работы приходилось приспособлять и модифицировать традиционные методы демографической генетики, разрабатывать новые подходы. Параллельно начиная с 1970-х гг. школой А.А. Ревазова и Е.К. Гинтера в рамках комплексных медико-генетических программ МГНЦ РАМН проводились генетико-демографические исследования во многих регионах прежнего СССР, где наряду с сельским населением отдельных областей были изучены и некоторые города. К настоящему

времени многие города стали объектами специальных исследований методами генетической демографии: Ангарск, Томск и города Томской области, Курск и Белгород, города Украины, Алма-Ата, Ашхабад. Разные авторы, естественно, используют в своих исследованиях разные методы, что затрудняет сравнительный анализ полученных данных.

Цель данной статьи – продемонстрировать возможности методов демографической генетики в плане изучения городских популяций. Динамика генофондов городского населения складывается под воздействием целого ряда этнодемографических и социально-экологических факторов. В представленных разделах будут рассмотрены три аспекта, три фактора: миграция, подразделенность и аутобридинг.

### **Влияние миграции на генофонды городских популяций**

#### **Теоретические предпосылки**

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

Наиболее известная модель популяционной структуры – «островная» – представляет собой совокупность частично изолированных популяций, обменивающихся мигрантами (*модель «изоляты»*). Такая популяционная структура была характерна для большей части истории человечества, а к настоящему времени в явном виде сохранилась на малозаселенных и труднодоступных территориях в условиях географической изоляции (островные популяции, горные аулы, малочисленные народы). В неявном виде подразделенность существует и в современных городских популяциях при наличии социальных барьеров (например, если отдельные городские кварталы населены преимущест-

венно представителями одной этнической или религиозной группы). В такой системе степень генетических различий между субпопуляциями обратно пропорциональна размеру субпопуляций ( $N$ ) и интенсивности миграций ( $m$ ) между ними (Ли, 1978). Аналогичным образом связан с этими демографическими параметрами и коэффициент инбридинга. Таким образом, увеличение интенсивности миграций между субпопуляциями, с одной стороны, уменьшает уровень межпопуляционного разнообразия, а с другой – уменьшает инбридинг и уровень генетического груза в популяции в целом (за счет снижения частоты аутосомно-рецессивных патологий).

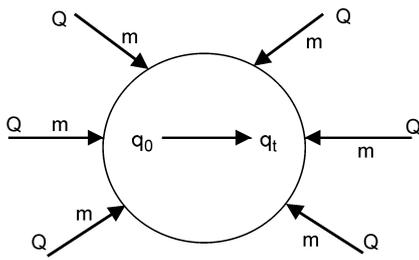
При изучении городских популяций нас чаще интересует судьба отдельной популяции, в которую направлен поток мигрантов с обширных территорий (*модель «мегаполис»*) (рис. 1). В этом случае миграция увеличивает не только численность, но и наследственное разнообразие популяции. Изменение генофонда за поколение зависит от интенсивности миграции и качественного состава мигрантов. Генетический эффект тем значительнее, чем больше доля мигрантов и чем больше различия между ними и коренными жителями (в частности, чем разнообразнее этнический состав и больше географическое расстояние от места рождения мигрантов до населенного пункта, в который они прибыли).

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

$$q_t = (1-m)^t (q_0 - Q) + Q, \quad (1)$$

где  $q_t$  – частота гена через  $t$  поколений,  $q_0$  – исходная частота гена в популяции,  $Q$  – частота гена у мигрантов,  $m$  – доля мигрантов в популяции.

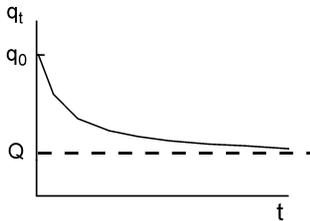
В конечном счете при любых соотношениях  $q_0$  и  $Q$  в неограниченно долгой череде поколений  $q_t \rightarrow Q$ , т. е. генофонд коренного населения будет полностью замещен генофондом мигрантов, причем скорость процесса тем выше, чем больше интенсивность миграции (рис. 2). Этой закономерности подчиняются не только гены «нормальной» изменчивости, но и гены, ответственные за возникновение наследственной патологии. Так, если



поток генов:

$$q_t = (1 - m)^t (q_0 - Q) + Q$$

Если  $Q < q_0$ , частота гена снижается:



Если  $Q > q_0$ , частота гена растет:

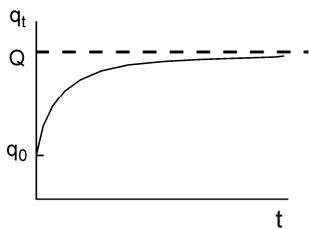


Рис. 1. Генетические последствия миграции. Модель «мегаполис».

частота какого-либо гена у мигрантов выше, чем у аборигенов ( $Q > q_0$ ), то его частота в популяции будет постепенно возрастать; при обратном соотношении ( $Q < q_0$ ) – падать до уровня, характерного для мигрантов.

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

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

где  $m_{\varphi}$  – коэффициент женской миграции,  $m_{\delta}$  – коэффициент мужской миграции.

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

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

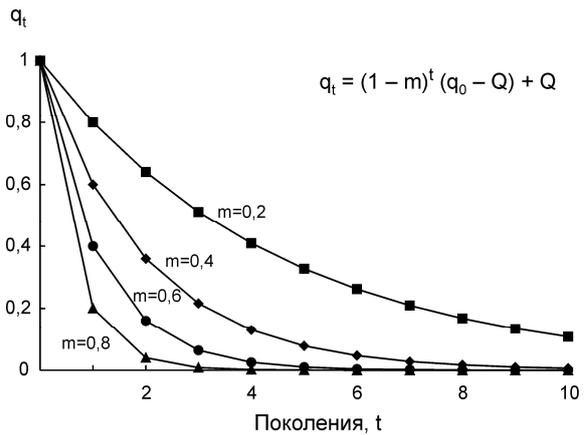


Рис. 2. Темп замены исходного генофонда популяции.

$q_t$  – частота гена через  $t$  поколений,  $q_0$  – исходная частота гена в популяции,  $Q$  – частота генов у мигрантов. График построен в предположении максимальных генетических различий между мигрантами и коренным населением ( $Q=0, q_0 = 1$ ).

ми в виде смешанных браков уменьшает генетические различия между ними.

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

#### **Генетико-демографические аспекты миграционных процессов в городах России и Украины**

Давление миграции является преобладающим фактором популяционной динамики городского населения. Для Москвы на протяжении всей ее многовековой истории миграционные процессы были основным источником роста численности населения и главным фактором увеличения его генетического разнообразия. Особенно быстрыми темпами население Москвы росло со второй половины XIX в. Приток мигрантов резко усилился после крестьянской реформы 1861 г. и достиг максимума в годы первой мировой войны. Согласно данным переписей, в этот период уроженцами города являлись лишь 23 % мужчин и 33 % женщин. Коэффициенты миграции, рассчитанные на основе данных церковно-приходских книг как доля неместных уроженцев среди вступающих в брак, на рубеже XIX и XX вв. были чрезвычайно высокими:  $0,7 < m < 0,8$  (Свежинский, Курбатова, 1999). В то же время дальность перемещения мигрантов была невелика (в среднем 230 км) – наибольший вклад в генофонд москвичей вносили уроженцы самой

Москвы, Московской губернии и близлежащих Нечерноземных губерний. Более или менее заметное влияние оказывала миграция из Черноземья, Поволжья, украинских, белорусских и северо-западных губерний. Вклад мигрантов из других регионов был совсем незначительным (менее 1 %). Такие особенности миграционных потоков обусловили абсолютное преобладание славянского компонента (96 %) в составе московского населения конца XIX в.

В 1955 г. среди вступающих в брак в Москве неместные уроженцы составили 76 %, т. е. коэффициент миграции составил ту же величину, что и на рубеже XIX и XX вв. (табл. 1), однако средняя дальность перемещения мигранта увеличилась до 562 км. В 1980 г. коэффициент брачной миграции упал до 0,4, а дальность миграции возросла почти вдвое – до 1076 км, при этом увеличился вклад мигрантов из южных и восточных регионов СССР (Курбатова и др., 1984). В начале 1990-х гг. по официальным данным миграционный прирост впервые за весь послевоенный период стал отрицательным. В последующие годы сальдо миграций стало вновь положительным, но по сравнению с предшествующим десятилетием прирост стал значительно меньше (примерно 60 тыс. чел. ежегодно). Есть основания полагать, что учет прибывших в Москву страдает неполнотой – по экспертным оценкам число нелегальных (незарегистрированных) мигрантов в столице составляет до 1,5 млн чел. (Миграционная ситуация в Москве..., 1997). В связи с этим данные по брачной миграции хотя и требуют трудоемкого сбора и анализа, все же представляются более информативными в генетическом плане. Для вступающих в брак в 1994–1995 гг. коэффициент миграции составил 0,38 (т. е. он практически не снизился по сравнению с 1980-ми годами), при этом доля мигрантов у мужчин – 40 %, – несколько больше, чем у женщин – 36 % (Курбатова и др., 1997). В 1990-е гг. заметно изменились пространственно-географические параметры миграции – в потоке мигрантов уменьшилась доля уроженцев всех регионов России (за исключением Северо-Кавказского, Уральского и Северо-Западного, а также Московской обл.) и возросла доля выходцев из республик прежне-

Таблица 1

Динамика коэффициентов брачной миграции в некоторых городах России и Украины

Город (источник данных)	Временной интервал					
	1865–1873	1892–1918	1955–1960	1967–1985	1985–1990	1990–2000
Москва <sup>1,2</sup>		0,76–0,78	0,76	0,40		0,38
Курск <sup>3,4</sup>	0,19	0,34	0,72	0,68	0,54	0,47
Города Курской обл. <sup>3</sup>	0,14	0,26		0,74		0,62
Томск <sup>5</sup>				0,78	0,63	
Города Томской обл. <sup>6</sup>				0,75		
Кострома <sup>7</sup>					0,54	
Города Костромской обл. <sup>7</sup>					0,51	
Белгород <sup>8</sup>			0,83		0,68	0,58
Харьков <sup>8</sup>			0,74		0,58	0,50
Донецк <sup>9</sup>			0,72		0,55	0,37
Полтава <sup>10</sup>			0,71		0,64	0,41
Луганск <sup>12</sup>			0,69	0,54	0,47	0,36

Примечание. <sup>1</sup> Курбатова и др., 1997; <sup>2</sup> Свежинский, Курбатова, 1999; <sup>3</sup> Васильева, 2002; <sup>4</sup> Иванов и др., 1996; <sup>5</sup> Салюкова и др., 1997; <sup>6</sup> Салюкова, 1993; <sup>7</sup> Петрин, 1992; <sup>8</sup> Атраментова, Филиппова, 2005а; <sup>9</sup> Атраментова и др., 2000; <sup>10</sup> Атраментова, Филиппова, 1999.

го СССР (за исключением Беларуси). Особенно резко возрос вклад в генофонд московской популяции уроженцев Закавказья: по сравнению с 1980 г. – в 3 с лишним раза, с 1955 г. – почти в 15 раз. Средняя дальность миграции увеличилась до 1175 км (Победоносцева и др., 1998). Миграционные процессы имеют ярко выраженные гендерные особенности: среди мигрантов из некоторых регионов наблюдается неравное соотношение полов – из Московской области прибывает больше женщин, а из Закавказья, Средней Азии и с Северного Кавказа – мужчин (Победоносцева и др., 1998; Свежинский и др., 1999), поэтому мужская миграция отличается не только большей интенсивностью, но и большей дальностью.

Согласно «Итогам Всероссийской переписи населения 2002 г.» (Т. 10, 2005), лица, родившиеся не в Москве, составляют примерно 47 % от всех жителей столицы, что соответствует коэффициенту миграции

$m = 0,47$  (расчет по первому из указанных выше способов). Таким образом, в начале XXI в. интенсивность миграционного потока в столицу возросла по сравнению с 1990-ми гг. К сожалению, исключение графы «национальность» из паспортных данных с конца 1990-х гг. не позволяет анализировать этнический состав мигрантов на основе данных текущей демографической статистики и материалов ЗАГС.

Динамика коэффициентов миграции по другим городам России и Украины демонстрирует единую с Москвой тенденцию (табл. 1): вплоть до 60-х гг. XX в. отмечаются чрезвычайно высокие коэффициенты миграции ( $0,7 < m < 0,8$ ), соответствующие этапу стихийного неограниченного роста городских популяций; затем коэффициенты миграции снижаются до 0,4–0,5, что отражает введение мер по регулированию численности городского населения и экономиче-

ский кризис городов. При таких масштабах миграции генофонд популяции практически полностью обновляется за несколько поколений: при  $m = 0,8$  – за 3; при  $m = 0,4$  – за 8 поколений (рис. 2). В каждом городе динамика генетической структуры будет зависеть от соотношения частот генов у коренного населения ( $q_0$ ) и у мигрантов ( $Q$ ), которое определяется этнотерриториальными параметрами миграции. Здесь следует учитывать, что при общей тенденции к увеличению дальности миграции каждый город имеет свою специфику миграционных связей, зависящую от размера города и его значения для территории. Москва по-прежнему является центром миграционного притяжения для всего населения бывшего СССР, а Курск (Васильева, 2002) или Кострома (Гинтер и др., 1992) – только для своей области. Зона миграционного притяжения Петербурга традиционно охватывает северо-западный и северный регионы страны (Юхнёва, 1984). Наибольшие миграционные расстояния (в среднем 3865 км) характерны для промышленных городов Сибири и Дальнего Востока (Курбатова, Победоносцева, 1992).

Наиболее адекватной моделью, учитывающей географические параметры миграции, является модель Малек (Morton, 1977), предполагающая, что степень генетических различий между индивидуумами является функцией расстояния между местами их рождения ( $d$ ):  $\varphi(d) = ae^{-bd}$ , где  $e$  – основание натурального логарифма,  $a$  и  $b$  – параметры модели.

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

них» миграций;  $m_e = \sqrt{m_i(m_i + 2k)}$  – эффективная миграция;  $b = \sqrt{2m_e} / s'$  – степень изоляции расстоянием.

Для московской популяции были рассчитаны параметры модели для нескольких временных когорт (Победоносцева и др., 1998; Свежинский, Курбатова, 1999) (табл. 2). На рубеже XIX и XX вв. средний радиус миграции ( $s$ ) составлял 330 км, т. е. охватывал практически всю территорию современного Центрального района, а радиус московской популяции  $r = s'/10 = 28$  км, что позволяет отнести к ней и часть территорий Московского и соседних с ним уездов. Параметр  $b$ , измеряющий степень изоляции расстоянием, равнялся 0,0016, а генетически эффективная миграция ( $m_e$ ) составила примерно  $1/7$  от общего коэффициента миграции  $m$ . К середине XX в. величины  $s$  и  $r$  увеличились более чем в 2 раза, к концу века – в 3 раза. Согласно модели, в настоящее время к московской популяции следует относить все население прилегающих к столице территорий в радиусе 81 км, что примерно соответствует размерам московской городской агломерации и радиусу «маятниковой» миграции. Доля «ближних» мигрантов в 1955 г. была практически такой же, как и в дореволюционный период, хотя диапазон территорий, отнесенных к «ближним», существенно расширился. Однако к концу века «ближняя» миграция уменьшилась вдвое; доля «дальних» мигрантов (расстояния от Москвы больше 4 тыс. км) была максимальной в брачной когорте 1980 г. Степень изоляции расстоянием в середине XX в. по сравнению с его началом уменьшилась вдвое, к концу века – втрое. Интересно отметить, что при этом величина  $m_e$  за 100 лет практически не изменилась, хотя в настоящее время она составляет уже  $1/4$  от величины  $m$ .

Параметры модели Малек, рассчитанные для некоторых городов Украины (Атраментова и др., 2002а–в), в целом проявляют ту же временную тенденцию, что и в Москве (табл. 2), за исключением того, что в 1990-е гг. степень изоляции расстоянием в Донецке и Полтаве возросла по сравнению с 1980 гг.

Таблица 2

Основные параметры модели изоляции расстоянием Малекю  
в популяциях Москвы и некоторых городов Украины

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

\* По данным переписи 1897 г. о местах рождения жителей Москвы; <sup>1</sup> Свежинский, Курбатова, 1999; Победоносцева и др., 1998; <sup>2</sup> Атраментова и др., 2002б; <sup>3</sup> Атраментова и др., 2002в; <sup>4</sup> Атраментова и др., 2002а.

Существенным ограничением рассмотренной выше модели является то, что она игнорирует этнический состав мигрантов, предполагая, что генетическая эффективность миграции зависит лишь от расстояния. Вместе с тем очевидно, что для Москвы дан-

ное положение было бы справедливо лишь в том случае, если бы поток мигрантов состоял преимущественно из русских. Так и было еще в XIX в., когда московская популяция пополнялась в основном за счет уроженцев коренных русских губерний. Однако в конце

XX в. среди прибывающих в Москву русские составляли лишь 70 %, армяне – 5 %, грузины и азербайджанцы – по 2 % (среди уроженцев города соответственно 95 %, 0,45 %, 0,17 % и 0,03 %). Особую миграционную привлекательность столица представляет не только для народов Закавказья и Северного Кавказа, но также и украинцев. Приток мигрантов, представляющих все национальности бывшего СССР и ряд народов зарубежной Азии, приводит к увеличению этнического, а, следовательно, и генетического разнообразия московской популяции. К противоположным результатам приводит эмиграция москвичей в страны дальнего зарубежья, которая при кажущейся незначительности в количественном отношении (по явно заниженным официальным данным – 10 тыс. в год), имеет ярко выраженный селективный характер в отношении национальности: из Москвы избирательно эмигрируют евреи, немцы, греки и армяне (Курбатова и др., 1997; Курбатова, 1998).

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

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

### Прогноз динамики частот конкретных генов под воздействием миграции

На основе данных о частотах генетических маркеров в различных этнических группах и регионах бывшего СССР, материалов миграционной статистики Госкомстата РФ и с использованием формул (1) и (1а) разработан прогноз динамики частот нескольких аутосомных генов и одного гена, сцепленного с X-хромосомой, в населении Москвы под воздействием миграции (рис. 3 и 4). При этом были использованы коэффициенты миграции, рассчитанные по данным о брачной структуре московской популяции середины 1990-х гг.:  $m = 0,38$ ;  $m_{\text{♀}} = 0,36$ ;  $m_{\text{♂}} = 0,40$  (Курбатова и др., 1997). Частоты генов у мигрантов рассчитаны как средневзвешенная величина по всем компонентам миграции:  $Q = \sum Q_i f_i$ , где  $Q_i$  – частота гена в этнической или региональной группе (Рычков и др., 2000; банк данных ИОГен РАН «Генофонд»),  $f_i$  – доля представителей этой группы в общем потоке прибывших в Москву (по данным миграционной статистики Мосгоркомстата). Частоты генов у москвичей взяты из публикаций (Курбатова, 1996; Алтухов и др., 1981; Икрамов и др., 1986; Рычков и др., 2000).

Расчеты показывают, что в долгосрочной перспективе в московской популяции можно ожидать увеличения частоты гена *O* системы групп крови АВО (рис. 3а) и уменьшения частот аллеля *d* системы групп крови Rhesus (и, соответственно, уменьшения доли резус-отрицательных лиц) и аллеля *A* локуса кислой фосфатазы эритроцитов (*ACPI\*А*) (рис. 3б). Прогнозируется увеличение частоты аллеля *GC\*1* группоспецифического компонента – сывороточного белка, функциональная роль которого в организме связана с транспортом витамина D3 (рис. 3в). Данный вывод представляет особый интерес, поскольку аллель *GC\*1* обуславливает более высокую продукцию белка и, соответственно, лучшее связывание витамина D3. Частоты аллелей локуса *GC* коррелируют с географической широтой местности и среднегодовой температурой. По мнению ряда авторов, более высокая частота аллеля *GC\*1* у темнокожих групп населения компенсирует слабое проникновение ульт-

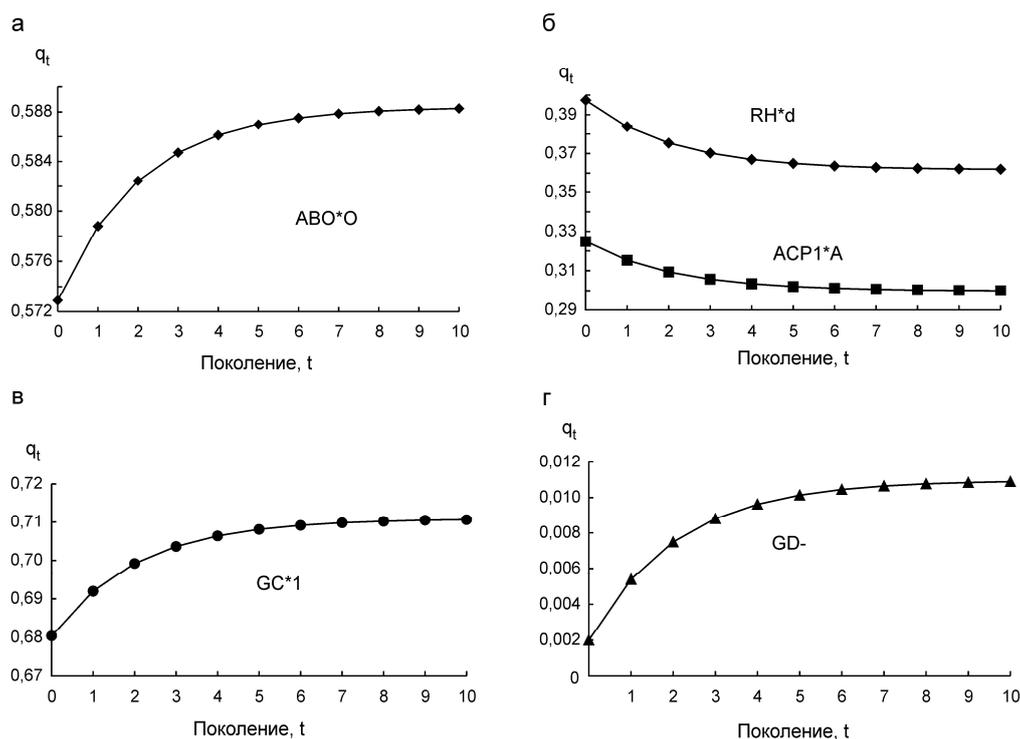


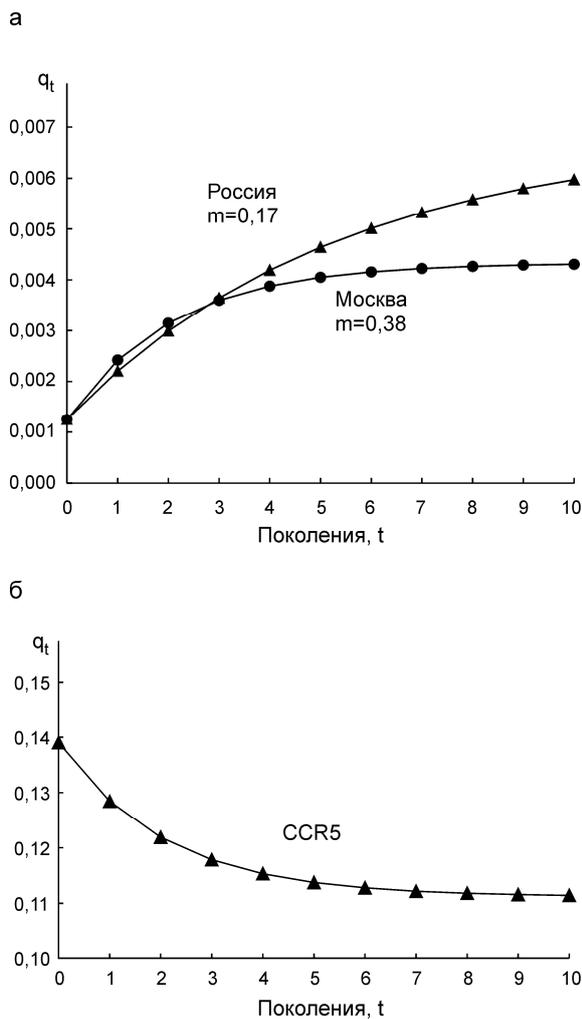
Рис. 3. Динамика частот аллелей в поколениях москвичей под воздействием миграции.

рафиолетовых лучей в глубокие слои кожи (Спицын, 1985). Таким образом, прогнозируемая для Москвы динамика частот аллелей локуса *GC* косвенно свидетельствует о постепенном замещении коренного населения умеренных широт выходцами из более южных регионов.

Наиболее выраженная динамика ожидается для частоты аллеля *GD*-локуса, контролирующего синтез эритроцитарного фермента глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы и локализованного в X-хромосоме (рис. 3г). Данный локус интересен тем, что его полиморфные варианты имеют ярко выраженный селективный характер. Мужчины-носители аллеля *GD*- (на самом деле это совокупность аллельных форм) и гомозиготные женщины обладают сниженной активностью фермента. При обычных условиях недостаточность *G6PD* редко имеет клинические проявления, однако прием ряда лекарственных препаратов и пищевых продуктов (конских бобов) может спровоцировать острую гемолитическую анемию (Бочков, 1997). Ареал высокой частоты аллеля *GD*- в популяциях человека совпадает с распространением очагов малярии, что позволило выдвинуть гипотезу о

защитном механизме данного ферментативного дефекта. В пределах Северной Евразии наиболее высокие частоты *G6PD*-недостаточности характерны для народов Кавказа (особенно азербайджанцев) и Средней Азии (Рычков и др., 2000). В результате значительного притока мигрантов из этих регионов частота аллеля *GD*- в Москве за 10 поколений возрастет более чем в 5 раз (рис. 3г) и в результате каждый сотый мужчина будет носителем данной энзимопатии, а одна из каждых пятидесяти женщин будет гетерозиготна по этому варианту.

Аналогичная динамика прогнозируется и для других малярийно-ассоциированных систем генетического полиморфизма, в частности, для бета-талассемии (рис. 4а). Бета-талассемия – редкое наследственное гематологическое заболевание. Лица, имеющие по две копии соответствующего гена, страдают от тяжелой анемии и редко доживают до взрослого состояния, поскольку для поддержания жизни постоянно нуждаются в переливании крови и пересадке костного мозга. Кроме того, значительная часть носителей только одной копии этого гена (гетерозиготные носители), также имеют серьезные отклонения от нормы,



**Рис. 4.** Динамика частот генов в поколениях под воздействием миграции.  
 а – гена  $\beta$ -талассемии в населении Москвы и России;  
 б – делеционного аллеля *CCR5 $\Delta$ 32* в поколениях москвичей.

обостряющиеся в условиях стресса и экстремальных нагрузок. Генетическая природа заболевания – мутация гена, контролирующего синтез гемоглобина. Предполагают, что эта мутация в гетерозиготном состоянии защищает человека от малярии и поэтому распространилась в странах «малярийного пояса» (в Европе – это Средиземноморский регион) (Фогель, Мотульски, 1990). Благодаря исследованиям А.Ю. Асанова (1997) выявлена картина распространенности бета-талассемии в населении бывшего СССР. В большинстве регионов России, Белоруссии, Украины и Прибалтики частота гена бета-талассемии крайне мала ( $1 \times 10^{-3}$ ), поэтому эта болезнь здесь

практически неизвестна (теоретически ожидаемая частота: 1 больной на миллион населения). В то же время в республиках Средней Азии и Закавказья распространенность этого гена намного выше, например, в Азербайджане – в 20 раз. Расчеты показывают, что в результате миграции населения из этих республик частота гена бета-талассемии за 10 поколений может увеличиться: в Москве в 3 раза, в России в 6 раз (рис. 4а), при этом число больных возрастет соответственно в 12 и 23 раза. Даже в этом случае бета-талассемия останется редким заболеванием, однако число гетерозиготных носителей составит уже значительную величину: 77 тыс. в Москве и 1761 тыс. в России.

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

Миграционные потоки могут изменять частоты не только обычных генных маркеров и моногенных патологий, но и генов, предрасполагающих к развитию заболеваний, в том числе и инфекционных. Недавно была обнаружена мутация, повышающая устойчивость к СПИДу – делеция в локусе хемокинового рецептора (*CCR5 $\Delta$ 32*), что стимулировало исследования ее распростра-

ненности в различных популяциях и этнических группах (Лимборская и др., 2002). Наши расчеты показывают, что в результате притока мигрантов из регионов, где эта дилемма практически отсутствует, в московской популяции ее частота будет постепенно падать (рис. 4б).

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

#### **Социально-демографические и генетические последствия миграции**

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

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

чел. за 50 лет, или от 1,5 до 2,4 млн ежегодно. Вопрос о том, насколько реалистичны эти прогнозы и в состоянии ли российское общество «переварить» такое количество мигрантов, выходит за рамки данной статьи. В то же время очевидно, что последствия будут зависеть не только от масштабов, но и от качественного состава мигрантов.

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

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

С другой стороны, в результате выбытия представителей «нетитульных» этносов некоторые национальные республики в составе РФ становятся практически моноэтническими (в Ингушетии удельный вес русских уже упал

до 2 %, в Дагестане – до 6 %). Такие же процессы характерны и для большинства новых государств ближнего зарубежья.

Миграция носит избирательный характер не только в отношении национальности. Мигранты отличаются от оседлой части популяции по половозрастному составу (чаще всего преобладают молодые мужчины) и в отношении ряда других генетически значимых демографических (уровень образования, профессия) и личностных характеристик (социальная активность, уровень интеллекта). В 1990-е гг. уровень образования мигрантов, прибывающих в Россию, был в среднем выше, чем у местного населения в основном за счет русских репатриантов из стран ближнего зарубежья, среди которых была достаточно высока доля лиц с высшим и средним специальным образованием (последнее заключение не справедливо для Москвы, где образовательный уровень коренного населения в среднем выше, чем у прибывающих мигрантов).

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

**Генетические последствия.** Пестрота этнического состава мигрантов, которые представляют гены всех этнотерриториальных групп прежнего СССР, а в последнее время – и ряда стран зарубежной Азии, может обусловить увеличение внутривнутрипопуляционного генетического разнообразия городского населения сверх оптимального уровня. Прогнозируются изменение частот некоторых генетических маркеров (в частности, групп крови) и изменение спектра на-

следственных болезней (Курбатова и др., 2000; Курбатова, 2001; Курбатова, Победоносцева, 2004). При этом уровни гетерозиготности по отдельным локусам меняются разнонаправлено (см. рис. 3 и 4), однако в целом следует ожидать увеличения среднего уровня гетерозиготности городских популяций. Наиболее значительный прирост гетерозиготности ожидается для локусов, контролирующих системы малярийно-зависимых полиморфизмов (гемоглобинопатии, недостаточность G6PD), поскольку такие аномальные варианты белков практически отсутствуют у русских и встречаются с повышенной частотой у коренного населения Кавказа и Средней Азии.

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

Однозначно неблагоприятна с генетической точки зрения селективная эмиграция представителей отдельных этнических групп, наиболее образованных и квалифицированных кадров, обедняющая генетическое разнообразие городских популяций и приводящая к «утечке мозгов». А если учесть, что уровень интеллекта на 80 % определяется генетическими факторами (Фогель, Мотульски, 1990), то становится очевидной и угроза генетической безопасности страны. В то же время массовая миграция из села в город, благодаря своей селективности, благоприят-

но сказывается на генофонде городского населения и неблагоприятно для сельского: из села уезжают наиболее активные и дееспособные люди, «увозя с собой» свои гены.

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

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

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

### **Генетическая подразделенность городских популяций**

#### **Теоретические предпосылки**

Городское население традиционно рассматривается как модель большой панмиксной популяции, предполагающая случайное образование брачных пар в отношении всех генетически значимых признаков. В действительности городские популяции обладают сложной инфраструктурой, обуславливающей некоторую степень подразделенности их генофондов (модель «изоляты»). Подразделенная система, в принципе, более устойчива, чем деструктурированная (Алтухов, 2003; Рычков, Балановская, 1996). Одним из факторов, нарушающих генетическую целостность городской популяции, является *пространственно-территориальная подразделенность*, вызванная неоднородностью расселения на городской территории представителей разных профессиональных и этнических групп или выходцев из различных регионов. В крупных городах дальние мигранты издавна стремились консолидироваться в пределах одной локальности, что, очевидно, облегчало их адаптацию к иной этнокультурной среде. Так образовывались жилые кварталы с повышенной концентрацией представителей отдельных этнических групп или рас (разноэтничные «махалля» в древних среднеазиатских городах, «Чайнатаун» или «Гарлем» в США). *Пространственно-территориальная подразделенность* приводит к нарушению панмиксии только в том случае, если браки заключаются по со-

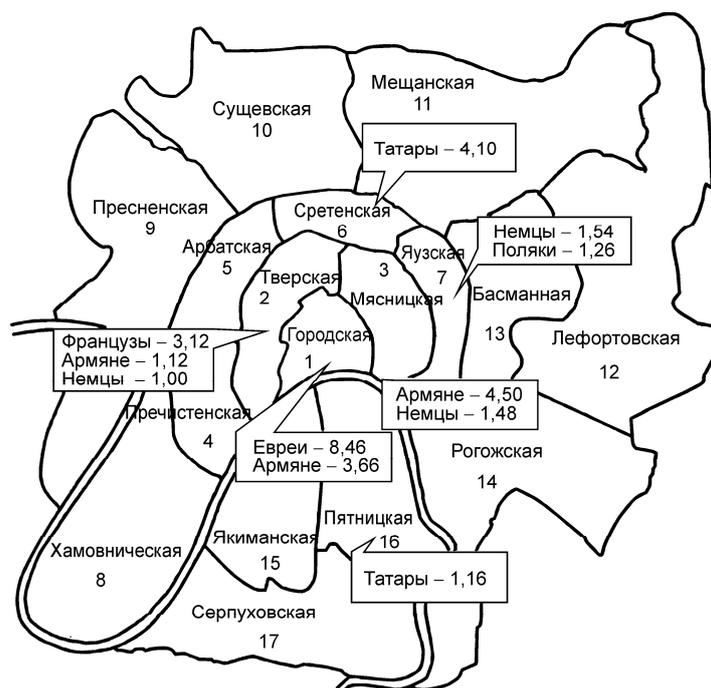
седству. Другой вид внутривнутрипопуляционной подразделенности, особенно заметно проявляющийся в популяциях крупных городов, – *положительная брачная ассортативность* – вызван стремлением заключать браки по принципу «подобное с подобным» (Susanne, 1979). Такая подразделенность носит «виртуальный» характер, поскольку не имеет зримого материального воплощения в городском пространстве – ее можно выявить лишь при изучении структуры браков. В многонациональном городе даже при равномерном расселении, как правило, существуют этнокультурные, религиозные и сословные барьеры, что оборачивается не только социальной, но и генетической изоляцией отдельных групп населения (Свежинский, Курбатова, 1999). Положительная брачная ассортативность характерна не только для этнодемографических (возраст, национальность, место рождения, профессия, уровень образования), но и для многих морфофизиологических признаков (рост, цвет кожи, глаз, волос) и личностных характеристик (уровень интеллекта) (Spuhler, 1968; Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971). Репродуктивные барьеры могут быть и следствием некоторых наследственных и приобретенных дефектов, ограничивающих круг потенциальных брачных партнеров – в качестве примера можно привести избирательные браки между глухонемыми, лилипутами или карликами, а также лицами, страдающими психическими заболеваниями или ставшими инвалидами в результате травм. Положительная брачная ассортативность всегда приводит к нарушению панмиксии и имеет последствия, аналогичные инбридингу, в том случае, когда признаки, по которым подбираются брачные партнеры, имеют генетическую основу. Наиболее очевидно это для признаков с аутосомно-рецессивным типом наследования (например, браки между глухонемыми поддерживают высокую частоту этого дефекта в популяции). Избегание браков между гетерозиготными носителями таких рецессивных дефектов, как фенилкетонурия, серповидноклеточная анемия, талассемия (по сути – отрицательная брачная ассортативность по генотипу) может рассматриваться как мера профилактики наследственных заболеваний у потомков (Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971).

Есть примеры и обратного рода – положительная брачная ассортативность резус-отрицательных лиц благоприятно сказалась бы на состоянии здоровья потомства. Положительная ассортативность по полигенным количественным признакам увеличивает аддитивную компоненту их изменчивости. Подбор пар по многим этнодемографическим признакам также может быть генетически значимым явлением, поскольку эти характеристики часто сопряжены с генетическими различиями, что может обусловить вторичную ассортативность по фенотипическим признакам.

### **Пространственно-территориальная подразделенность городской популяции (на примере Москвы)**

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

Материалы переписей 1882 и 1897 гг. позволили оценить степень пространственной подразделенности московской популяции в конце XIX в. по этническому, конфессиональному, сословному и региональному (место рождения) признакам (Свежинский, Курбатова, 1999; Курбатова и др., 2002; Курбатова, Победоносцева, 2004). Для наглядного представления этноконфессиональной и этнодемографической топографии города нами использован индекс неоднородности расселения  $I_{ik} = (X_{ik} - X_i)/X_i$ , где  $X_{ik}$  – частота  $i$ -й этнической, конфессиональной или региональной группы в  $k$ -й субпопуляции (части города);  $X_i$  – частота данной группы в популяции в целом. Положительные значения индекса свидетельствуют об избира-



**Рис. 5.** Этническая топография Москвы в 1882 г. Рассчитано по материалам переписи населения Москвы 1882 г. (Свежинский, Курбатова, 1999).

В рамках даны индексы неоднородности расселения ( $I > 1$ ) для наиболее многочисленных этнических групп.

тельной концентрации («сгущении») отдельных групп в данной части города.

В 1882 г. этническая топография Москвы, подразделенной в административном отношении на 17 «полицейских частей» (далее части, чч.), была отчетливо выражена (рис. 5). Наибольшие «сгущения» обнаруживают евреи, армяне и татары. Очевидно, что этнические меньшинства концентрировались преимущественно в центральных частях города (чч. 1–7) и, как следствие, – в этих районах снижена доля русского населения. Аналогичная закономерность была выявлена Н.В. Юхнёвой (1984) при изучении этнической топографии Санкт-Петербурга XIX в. В Москве, по данным переписи 1897 г., выявляются в основном те же локальности с повышенной концентрацией отдельных этнических групп. Однако в целом этническая топография к концу XIX в. приобрела более сглаженный вид.

Конфессиональная топография Москвы естественным образом отражала этническую. «Сгущения» отдельных конфессиональных групп локализовались главным образом в центральных частях (Курбатова и

др., 2002) и сопряжены с соответствующими этническими группами (мусульмане с татарами, иудеи с евреями, протестанты с немцами и т. д.). Так, большая часть татар, представляющих в Москве того времени самую многочисленную этническую группу мусульман, проживала в трех частях города – Сретенской, Пятницкой и Тверской.

Пространственная подразделенность характерна и для признака «место рождения жителя» – расселение мигрантов из разных губерний и регионов по территории города обнаружилось значительную неоднородность. «Дальние» мигранты образовывали «сгущения» в центральных частях города, население которых оказывалось более гетерогенно по признаку «место рождения», по сравнению с периферией. «Ближние» мигранты – из уездов Московской губернии – напротив, накапливались в периферийных частях города, наиболее близких к родному уезду.

Используя рассмотренные признаки как «квазигенетические маркеры», мы можем оценить степень пространственной подразделенности московской популяции в конце XIX в. при помощи параметра  $G_{ST}$ . По этни-

ческому признаку подразделенность уменьшилась к 1897 г. по сравнению с 1882 г. почти в 3 раза (с  $2,8 \times 10^{-2}$  до  $1 \times 10^{-2}$ ). Конфессиональная и сословная топография в 1897 г. была выражена в той же степени, что и этническая ( $1,1 \times 10^{-2}$ ). По признаку «место рождения» уровень подразделенности в 1882 г. был в 6 раз ниже ( $G_{ST} = 0,5 \times 10^{-2}$ ), чем по этнической принадлежности.

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

В настоящее время старая этническая топография города исчезла, и лишь древние названия улиц и переулков напоминают о былом своеобразии населения этих районов. Расчеты, выполненные нами на основе материалов переписи 1989 г., показали, что параметр  $G_{ST}$  за 100 лет уменьшился на порядок, однако для некоторых этнических групп – евреев, татар, армян и грузин – были отмечены значимые индексы «сгущения» в некоторых районах столицы (Курбатова, Победоносцева, 1996). Центральная часть города по-прежнему имела более пестрый этнический состав, чем новые периферийные районы.

Новые волны мигрантов, порожденные социально-экономическими преобразованиями последнего десятилетия, создают новую неравномерность расселения этнических групп, которую можно будет проанализировать лишь по итогам переписи 2002 г. Материалы недавних газетных публикаций свидетельствуют о формировании в Москве мест компактного проживания китайской общины, выходцев из стран Юго-Восточной Азии, азербайджанцев, грузин. Армяне по-прежнему тяготеют к юго-западу столицы. Признавая тот факт, что принцип расселения «среди своих» облегчает социальную

адаптацию мигрантов, следует все же отметить, что для городского сообщества в целом наличие стратификации территории по любому демографическому признаку (этническому, имущественному) таит угрозу социальной напряженности и потери управляемости. Пока трудно сказать, насколько эта новая этническая топография будет связана с генетической подразделенностью популяции, поскольку не все мигранты обзаводятся семьей в столице. Однако в целом можно сказать, что фактор территориальной неравномерности расселения в настоящее время не играет столь существенной, как в прошлом, роли в формировании брачной структуры московской популяции по двум причинам: 1) слабой выраженности этнической топографии горожан; 2) высокой мобильности жителей столицы, в связи с этим будущие супруги намного чаще знакомятся по месту работы или в местах досуга, чем «по соседству». В то же время на первый план выходит «виртуальная» подразделенность, проявляющаяся на уровне выбора брачного партнера и неслучайного формирования супружеских пар.

### Положительная брачная ассортативность и инбридинг

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

$$A = (N.O. - N.E.) / N.E. = (N.O. \times N_{\Sigma} / N_{\beta} \times N_{\varphi}) - 1,$$

где  $N.O.$  – наблюдаемое число брачных пар с данным сочетанием признаков;  $N.E.$  – ожидаемое число таких пар при панмиксии исходя из числа женихов ( $N_{\beta}$ ) и невест ( $N_{\varphi}$ ) с изучаемым признаком в данной брачной группе;  $N_{\Sigma}$  – общее число заключенных бра-

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

$$A_{\max} = (N_{\Sigma}/N_{\mathcal{G}}) - 1, \text{ если } N_{\mathcal{G}} > N_{\mathcal{F}} \quad \text{или} \\ A_{\max} = (N_{\Sigma}/N_{\mathcal{F}}) - 1, \text{ если } N_{\mathcal{F}} > N_{\mathcal{G}}.$$

Из этих соотношений очевидно, что индекс положительной брачной ассортативности может достигать астрономических величин для малочисленных этнических групп и не может быть большим для преобладающей группы. Поэтому более адекватную оценку степени положительной брачной ассортативности дает модифицированный индекс  $A'$ , выраженный в процентах от максимально возможной для данной группы (Курбатова, Победоносцева, 1996):  $A' = A/A_{\max} \times 100$ .

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

Анализ структуры браков, выполненный нами по материалам ЗАГС и церковно-приходским книгам г. Москвы (Курбатова, Победоносцева, 1988а, б, 1992, 1996; Свежинский, Курбатова, 1999), подтверждает, что при выборе супруга большинство москвичей отдадут предпочтение ровесникам, землякам, представителям своей этнической и социальной группы (табл. 3). Коэффициент корреляции по возрасту супругов (в репродуктивной части популяции) на протяжении всей второй половины XX в. варьирует незначительно ( $0,75 < r < 0,79$ ), а на рубеже XIX и XX вв. был значительно ниже (0,59). Высокие значения корреляции между возрастом мужа и жены и небольшая разница в возрасте супругов (2–3 года) являются типичными для городских популяций и поло-

жительно сказываются на процессе естественного воспроизводства населения. Ассортативность по признаку «место рождения» была особенно велика в конце XIX–начале XX вв. ( $K = 0,71$ ), что может быть связано с неоднородностью расселения мигрантов и местных уроженцев, рассмотренной в предыдущем разделе. В этот период высокие индексы брачной ассортативности были характерны для коренных москвичей и уроженцев большинства центральных и белорусских губерний, а также Кавказа (Свежинский, Курбатова, 1999). К концу XX в. этот вид брачной ассортативности значительно ослаб ( $K = 0,12$ ), однако доля браков между коренными москвичами по-прежнему выше ожидаемой в условиях панмиксии; заметное предпочтение внутрирегиональных браков наблюдается для уроженцев Закавказья и Северного Кавказа. Предпочтительное заключение браков между земляками характерно и для других городских популяций (табл. 3), что приводит к увеличению генетического сходства между супругами, т. е. эквивалентно увеличению инбридинга.

Для городского населения всегда была характерна брачная избирательность по социально-профессиональной принадлежности супругов. В дореволюционной России браки заключались в основном внутри сословий. В советский период истории предпочтение супруга сходной профессии характерно для всех категорий рабочих и служащих, особенно велики индексы положительной брачной ассортативности для учащихся, рабочих сферы производства, медицинских и научных работников, военнослужащих, пенсионеров. В последние годы стратификация городских популяций по профессии ( $0,2 < K < 0,5$ ) и уровню образования ( $0,2 < K < 0,4$ ) выше, чем по другим демографическим признакам (табл. 3). Эти типы брачной избирательности могут вызвать вторичную ассортативность по фенотипическим признакам, поскольку антропологами выявлена связь профессиональной дифференциации с соматотипом, проявляющаяся, в частности, в увеличении частоты встречаемости астенического и пикнического типов телосложения среди служащих (Алексеева, 1998), а брачное предпочтение по уровню образования может вызвать ассортативность по величине  $IQ$ , в значительной степени обусловленную гено-

Таблица 3

Показатели ассортативности браков в нескольких городах России и Украины

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

\* 1936 г.

<sup>1</sup> Иванов и др., 1996; Васильева, 2002; <sup>2</sup> Атраментова, Филиппова, 2005б; <sup>3</sup> Атраментова, 1991а, б; Атраментова, Филиппова, 1998; <sup>4</sup> Атраментова и др., 2000; <sup>5</sup> Атраментова, Филиппова, 1999; <sup>6</sup> Атраментова, Мещерякова, 2006.

Таблица 4

Индексы внутриэтнической  
брачной ассортативности в Москве

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

типической компонентой (Фогель, Мотульский, 1990).

Особую генетическую значимость имеет брачная ассортативность по признаку «национальность». До революции 1917 г. высокая степень этноконфессиональной эндогамии была обусловлена брачным законодательством. Но даже в 1936 г. московская популяция была далека от панмиксии по национальному признаку ( $K = 0,79$ ) – большинство этнических групп в Москве, в том числе и русские, отличались высокими индексами  $A'$  (табл. 4). В 1936 г. самой эндогамной этнической группой в Москве были татары, а в 1955 и 1980 гг. – евреи, татары, азербайджанцы и армяне. К середине 1990-х гг. степень внутриэтнической ассортативности снизилась для всех национальностей, что приблизило московскую популяцию к состоянию панмиксии ( $K = 0,21$ ). Аналогичные тенденции наблюдаются и в других городах России и СНГ (см. табл. 3).

О роли конфессиональных и языковых факторов среды в определении брачного выбора свидетельствует также анализ данных Госкомстата СССР за 1988 г. об этнической структуре браков в городском населении союзных республик (Население СССР..., 1989). Наши расчеты показали, что русские проявляли низкую степень этнической эндогамии, проживая среди славянского населения Украины и Белоруссии, чья культура исторически сложилась

на основе единых православных традиций ( $10\% < A' < 20\%$ ). Так же неудивительно, что русские обладали высокими индексами внутриэтнической брачной ассортативности в традиционно мусульманских популяциях Средней Азии и Азербайджана ( $70\% < A' < 90\%$ ). В то же время высокая этническая эндогамия была характерна и для русских, проживающих в православной Грузии, где коренное население говорит на языке картвельской лингвистической семьи, и для русских, проживающих в Эстонии, – среди лютеран, говорящих на языке угро-финской группы уральской языковой семьи. Наибольший индекс  $A' > 90\%$  отмечен у азербайджанцев в Армении. (Последующие события показали, что величина данного индекса коррелирует со степенью межнациональной напряженности в регионе). В то же время татары обладали примерно одинаковыми индексами и в православной России (50%), и в мусульманской Средней Азии, где языки коренного населения преимущественно принадлежат также к тюркской группе алтайской семьи.

Данные по отдельным городам, собранные на основе публикаций (см. Курбатова, Победоносцева, 2004), подтверждают описанные закономерности: русские проявляли более высокую ассортативность в Алма-Ате и Ашхабаде, чем в городах России (Курск, Ангарск, Томск, города Томской обл.) и Украины (Харьков, Донецк, Полтава), татары – относительно высокую ассортативность во всех изученных популяциях. Некоторые этнические группы – евреи в Курске, казахи, уйгуры и корейцы в Алма-Ате, туркмены в Ашхабаде, буряты в Ангарске – обладают чрезвычайно высокими индексами  $A'$ , а азербайджанцы в г. Стрежевой Томской области при всей своей малочисленности в этом городе характеризовались 100 %-й этнической эндогамией. Положительная брачная ассортативность по национальному признаку сужает круг потенциальных брачных партнеров и у этнических меньшинств может быть сопряженной с довольно значительным по городским меркам инбридингом. Так, в Алма-Ате инбридинг оказался весьма значительным для немцев, уйгур и корейцев, но на порядок меньше для русских и казахов – наиболее многочисленных национальностей в городе (Святова и др., 1988). Аналогичное

явление наблюдалось и в Ашхабаде: большинство браков между туркменами были внутриплеменными, при этом инбридинг в браках между представителями племени Нохурли, заключенных в городе, оказался выше, чем в сельском изоляте этого племени (Некрасова, 1992). Этот кажущийся парадокс объясняется тем, что представители этнических групп, недавно проживающие в большом городе, часто вступают в браки со своими земляками (уроженцами тех мест, откуда они мигрировали в прошлом), которые с повышенной вероятностью могут оказаться их родственниками.

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

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

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

Этническая эндогамия может быть сопряжена не только с брачной ассортативностью по месту рождения, но и с ассортативностью по профессиям, поскольку отдельные виды занятий являются традиционными для некоторых этнических групп. Так, по данным Мосгоркомстата о «распределении населения отдельных национальностей по занятиям» в 1989 г., преимущественно умственным трудом было занято 54,9 % русских, 61,9 % украинцев, 53,4 % белорусов, 85,3 % евреев и 36,0 % татар. Среди евреев с частотами, превышающими среднепопуляционные, представлены инженерно-технические работники, лица, занятые в науке, образовании, медицине и культуре, лица творческих профессий, руководители предприятий, организаций и их структурных подразделений. Среди украинцев и белорусов чаще представлены руководители органов государственного управления и их структурных подразделений, а также работники охраны соб-

ственности и общественного порядка. Для татар, занятых преимущественно физическим трудом, наиболее характерна работа в строительстве, на городском транспорте, в торговле и общественном питании, в системе жилищно-коммунального, хозяйственного и бытового обслуживания. Для русских, составляющих большинство населения города, распределение по профессиям совпадало с общемосковским. В последнее десятилетие в Москве сформировалось много новых этнических общин, преимущественно занятых в торговле и других сферах обслуживания, а также в строительстве.

В 1990-е гг. в московской популяции обозначились новые тенденции в динамике индексов внутриэтнической брачной ассортативности, приведшие к более резкому проявлению межконфессиональных различий по этим показателям. Эти тенденции можно проследить по материалам Мосгоркомстата, ежегодно представляющего данные о числе детей, рожденных женщинами разных национальностей, состоящих во внутринациональных и межнациональных браках. Рассчитанные на основе этих данных индексы ассортативности свидетельствуют о том, что для большинства этнических групп, относящихся к православной конфессии (за исключением грузин, осетин и якутов) и западнохристианским конфессиям, стремление заключать внутринациональные браки почти исчезло. Более того, у русских с 1997 г. индексы  $A'$  стали отрицательными – это означает, что количество внутриэтнических браков, заключенных русскими женщинами, стало меньше ожидаемого в условиях панмиксии. Такая же картина характерна для латышей и эстонцев. В то же время в Москве сформировалось много новых этнодисперсных групп, характеризующихся повышенным тяготением к заключению внутриэтнических браков. Среди них наибольшими индексами брачной ассортативности отличаются представители мусульманских народов Северного Кавказа, Закавказья, Средней Азии и Поволжья (кроме башкир). Этническая эндогамия по-прежнему характерна для армян и евреев. Высокие показатели ассортативности браков – индикаторы заметных этнокультурных барьеров, приводящих к социальной и генетической изоляции этих

групп. Слабая выраженность этнической топографии современной Москвы и высокая мобильность ее жителей не позволяют объяснить эти барьеры неравномерностью расселения этнических групп по территории города.

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

### **Процессы аутбридинга и их генетические последствия**

#### **Теоретические предпосылки**

Ведущие западные ученые прогнозировали для будущего человечества принципиально иную модель брачной структуры, получившую у генетиков название «аутбридинг», а у гуманитариев – «плавильный котел» (Фогель, Мотульски, 1990). Эта идеология, возникшая в США, подразумевает «переплавку в котле» американской культуры представителей разных рас и этнокультурных групп, которые в итоге объединяются в одну нацию. Гуманитарии часто рассматривают такой процесс как показатель целостности и гармоничности общества, а также степени интегрированности в него «этнических меньшинств» (Coleman, 1992). Правда, на сегодняшний день трудно найти популяцию, полностью отвечающую модели «плавильного котла». Максимальные масштабы аутбридинга характерны для Южной и Центральной Америки, в частности Бразилии и

стран Карибского бассейна, где большинство населения представлено метисами, а число межрасовых браков приближается к панмиксному. В США – стране родоначальников и поборников этой идеи – во второй половине XX в. большинство браков заключалось между представителями своей расы (99 %), своей религии (90 %) и своего социального класса (от 50 до 80 %). Число браков между белым и небелым населением в целом по стране составляло только 2,3 % от величины, ожидаемой при панмиксии, варьируя по разным штатам от 0 до 45,8 % (Гавайи) (Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971). Примерно с середины 1970-х гг. в США идеология «плавильного котла» постепенно уступает место концепции «мультикультурности», признающей ценность многообразия; в научном и общественном обиходе запестрели термины «толерантность», «политкорректность» (и «ксенофобия» как антитеза). Концепция «мультикультурности» в большей степени соответствует моделям, описанным в предыдущем разделе.

В генетике под *аутбридингом* подразумеваются расширение круга брачных связей (увеличение среднего расстояния между местами рождения мужа и жены), уменьшение доли гомолокальных браков и широкое распространение межнациональных (межрасовых) браков. В отличие от *инбридинга* генетические последствия аутбридинга мало изучены, а мнения по этому поводу противоречивы (Morton *et al.*, 1967). Часто они рассматриваются как благоприятные, приводящие к «обогащению наследственности», гетерозису (Penrose, 1955). Гетерозис почти постоянно проявляется во внутривидовых скрещиваниях и у межвидовых гибридов растений и животных в виде увеличения общих размеров. Антропологи, занимающиеся изучением процессов метисации у человека, пришли к выводу, что по средним величинам антропометрических признаков метисы занимают промежуточное положение между исходными типами; в первых поколениях увеличивается изменчивость признака (варианса), а его распределение приобретает плосковершинный характер (отрицательный эксцесс); корреляции между признаками снижаются в отдельных случаях до нулевых значений (Бунак, 1980). Развитие генетики количественных признаков проливает свет

на генетические основы этих процессов. Еще из классических работ Гальтона и Пирсона следует, что изменчивость антропометрических признаков контролируется системами полигенов с аддитивными эффектами. Поэтому наиболее гетерозиготные по этим полигенам индивидуумы должны концентрироваться в средней части распределения (Алтухов, Курбатова, 1990). Сказанное не исключает возможности проявления гетерозисных эффектов по отдельным локусам и новых типов межлокусных взаимодействий у потомков как межнациональных, так и внутринациональных аутбредных браков (Дуброва, Гаврилец, 1989; Дуброва, Богатырева, 1993). В частности, с гетерозисом часто связывают явление акселерации, наблюдаемое на протяжении всего XX в. в большинстве популяций земного шара. Предложенная Ю.П. Алтуховым с соавторами (2000) модель объясняет связь межпопуляционных различий в средней гетерозиготности, длине тела и скорости полового созревания как эффект положительного соматического и репродуктивного гетерозиса.

Ожидаемое при аутбридинге увеличение общей гетерозиготности генома, согласно теории популяционной генетики, должно приводить к увеличению приспособленности как на индивидуальном, так и на популяционном уровнях (Алтухов, 2003). Так, аутбридинг приводит к снижению частот аутосомно-рецессивных патологий, проявляющихся только в гомозиготном состоянии. В то же время выполненные в ИОГен РАН за последние десятилетия исследования привели к созданию представления об оптимуме гетерозиготности как компромиссе индивидуальной и популяционной составляющих процесса адаптации (Алтухов, 2003; Алтухов, Курбатова, 1990; Дуброва, Шенин, 1992; Курбатова, 1996). Согласно концепции адаптивной нормы, она представлена широким спектром генотипов, обладающих оптимальным уровнем гетерозиготности, минимальной изменчивостью адаптивно значимых морфофизиологических признаков и максимальной приспособленностью к конкретным условиям среды (Алтухов, Курбатова, 1990). Адаптивные комплексы могут возникать и поддерживаться в популяции за счет гаметической интеграции при наличии

даже слабого сцепления между локусами и небольшого давления отбора (Животовский, 1984). Поскольку адаптивная норма популяции есть продукт ее долгой эволюционной истории, она может разрушаться не только при инбридинге, но и при аутбридинге. Показано (Дубинин и др., 1976), что дети, относящиеся по совокупности морфофизиологических признаков к адаптивной норме ( $M^0$ ), чаще рождаются в браках между лицами, происходящими из смежных популяций; в то время как родители детей с низкими значениями антропометрических признаков ( $M^-$ ) чаще происходят из одной популяции, а родители крупных детей ( $M^+$ ) – из географически удаленных популяций. При этом группы  $M^-$  и  $M^+$  отличаются от группы  $M^0$  повышенной частотой редких межлокусных комбинаций генотипов и пониженной приспособленностью (более высокой заболеваемостью и смертностью). Эти данные говорят о том, что в популяции существует оптимальный радиус круга брачных связей, превышение которого так же, как и уменьшение, приводит к снижению приспособленности потомков.

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

### **Масштабы аутбридинга в городских популяциях России и сопредельных стран**

Одним из показателей аутбридинга является доля гетеролокальных браков в популяции. На протяжении большей части истории человечества преобладали гомолокальные браки.

Крупнейший отечественный антрополог В.В. Бунак полагал, что гомогенность антропологического типа населения при одновременном сохранении генетического разнообразия может поддерживаться в популяции при такой величине круга брачных связей, которая обеспечивает заключение 70–75 % гомолокальных браков (Бунак, 1980). Еще в конце XIX в. для русских крестьян, составлявших большинство населения страны, был характерен именно такой тип популяционной структуры – почти 90 % браков заключалось в радиусе 10 км, т. е. между уроженцами одного села или соседних селений (данные по сельскому населению Серпуховского уезда Московской губернии) (Жомова, 1965). Сходная картина наблюдалась в позапрошлом веке и в первой половине прошлого столетия и в других сельских районах нашей страны, в селах и небольших городах России и Западной Европы. В городах России для некоторых сословий на «междугородний брак» требовалось даже специальное разрешение (Жирнова, 1980). По данным Л.И. Васильевой (2002), во второй половине XIX в. среди сельских жителей Курской губернии 96–97 % браков заключалось между уроженцами своего уезда, в том числе половина – между односельчанами. В малых городах доля браков между уроженцами своего уезда составляла 90–92 %, в том числе 1/3 браков заключалась между выходцами из одного села. Такие особенности брачной структуры создавали широкое поле для проявления эффектов инбридинга. Для крупных городов уже в этот период были характерны гетеролокальные браки, а доля гомолокальных браков была значительно ниже (табл. 5).

Так, в Курске доля браков между уроженцами города составляла 50–63 %, а доля браков между выходцами из Курского уезда – 23–25 % (Васильева, 2002). В Москве доля браков между местными уроженцами и в конце XIX в. и в середине XX в. составляла всего 10–12 %; 2/3 браков заключались между мигрантами, остальные – между москвичами и приезжими. (Правда, не следует забывать, что в это время в городах помимо браков между коренными жителями заключалось еще и много изолакальных браков между мигрантами). В 1960–1970-е гг. в Курске доля браков между курянами составляла лишь 12–14 % (Иванов и др., 1996; Ва-

Таблица 5

## Параметры брачной структуры в различных городах России и Украины

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

<sup>1</sup> Иванов и др., 1996; Васильева, 2002; <sup>2</sup> Атраментова, Филиппова, 2005б; <sup>3</sup> Атраментова, 1991а; Атраментова и др., 2002а; <sup>4</sup> Атраментова и др., 2000; <sup>5</sup> Атраментова, Филиппова, 1999; <sup>6</sup> Атраментова, Анцупова, 2006.

сильева, 2002); примерно такие же индексы эндогамии наблюдались в этот период в Харькове, Луганске, Донецке и Полтаве (Атраментова, 1991а; Атраментова, Филипцова, 1999; Атраментова и др., 2000; Атраментова, Анцупова, 2006), а в Белгороде они были еще ниже (Атраментова, Филипцова, 2005а). Таким образом, население крупных городов уже более столетия характеризуется принципиально иным типом популяционной структуры, который можно с полным основанием назвать аутбредным. К концу XX в. доля гомолокальных браков во всех изученных городах возросла, но все же составляет меньшую часть всех брачных союзов (от 22 % в Белгороде до 46 % в Донецке). В Москве примерно такую же величину составляют браки между коренными москвичами и приезжими, при этом заметно снизилась доля браков между мигрантами – до 18–20 %. Эти изменения отражают снижение коэффициентов брачной миграции, являющееся следствием административных мер по ограничению численности городского населения (см. раздел о миграции). Если многие городские популяции стали в последнее время более «закрытыми», то сельские – наоборот, более «открытыми», при этом уровень аутбридинга во всех типах популяций с различным уровнем урбанизации становится примерно одинаковым.

Другим генетическим параметром, отражающим степень генетических различий между брачными партнерами, а следовательно, и уровень аутбридинга, является расстояние между местами рождения супругов. Во второй половине XIX в. среднее арифметическое брачное расстояние составляло для сельского населения Курской области всего 7 км, для малых городов 15–20 км, в Курске – 78 км; на рубеже XIX и XX вв. – 141 км в Курске и 256 км в Москве (табл. 5). К концу XX в. этот параметр в сельской местности Курской области стал даже выше, чем в малых городах (463 и 431 км соответственно), а в Курске возрос до 847 км. В крупных городах Украины среднее брачное расстояние было максимальным в 1980-е гг. (658–759 км). В Москве в 1980-е гг. среднее брачное расстояние для русских составило 646 км, а к концу века уменьшилось до 541 км; в межэтнических браках расстояние последовательно возрастает – до 1300 км в 1990-е гг.

Столь большие расстояния свидетельствуют о широте круга брачных связей современных горожан.

Наиболее наглядный показатель аутбридинга – увеличение доли межнациональных браков. До революции 1917 г. межнациональные браки в Центральной России являлись редким исключением. Так, даже в 1925 г. 99 % браков, заключенных русскими мужчинами на территории европейской части РСФСР, были внутринациональными. Этнический состав городского населения неизбежно становился более пестрым, чем в окружающей сельской местности. Но все же и в Москве доля межэтнических браков до революции не превышала 5 %, во многом вследствие ограничений, накладываемых брачным законодательством на межконфессиональные браки. К 1936 г. доля смешанных браков выросла почти в 3 раза, а в последней изученной нами брачной когорте 1994–1995 гг. превысила 22 % (табл. 5). Примерно такие же масштабы межнациональных браков характерны и для многих других городов России (Ангарск, Томск) и прежнего СССР (Алма-Ата, Ашхабад), а в некоторых городах Украины (Харьков, Донецк) смешанные браки (в основном русско-украинские) составляют более половины (сводку данных см. Курбатова, Победоносцева, 2004).

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

тивности по национальному признаку (или ее полное исчезновение у русских), рассмотренный в предыдущем разделе.

### Генетические последствия аутбридинга (на примере межэтнических браков в Москве)

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

Если говорить о генетических последствиях для конкретных этнических групп, то следует в первую очередь определить направле-

ние потоков генов, которое будет зависеть от выбора национальности потомками от смешанных браков. Анализ соответствующих данных (индексов этнонимии) показывает, что в Москве большинство потомков межнациональных браков с участием русских считаются русскими (см. Курбатова, Победоносцева, 2004). Поэтому поток генов направлен в основном в сторону русских, а это означает, что генофонд русского населения Москвы как губка впитывает гены других этносов. Величину этого потока можно оценить, преобразовав матрицы «национальность мужа» – «национальность жены» в матрицу «родитель – потомок» с учетом индексов этнонимии. Вклад русских матерей в генофонд русских (по паспорту) детей ( $R_{\text{♀}} \rightarrow R$ ) и соответствующий вклад русских отцов ( $R_{\text{♂}} \rightarrow R$ ) выражаются следующим образом:

$$R_{\text{♀}} \rightarrow R = \frac{(R \times R) + (R \times F)I_{R1}}{(R \times R) + (R \times F)I_{R1} + (F \times R)I_{R2}}$$

$$R_{\text{♂}} \rightarrow R = \frac{(R \times R) + (R \times F)I_{R2}}{(R \times R) + (R \times F)I_{R1} + (F \times R)I_{R2}},$$

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

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

$$F_{\text{♀}} \rightarrow R = \frac{(F \times R)I_{R2}}{(R \times R) + (R \times F)I_{R1} + (F \times R)I_{R2}}$$

$$F_{\text{♂}} \rightarrow R = \frac{(R \times F)I_{R1}}{(R \times R) + (R \times F)I_{R1} + (F \times R)I_{R2}}.$$

Результаты соответствующих расчетов приведены в табл. 6. Они показывают, что в конце XX в. вклад русских матерей в генофонд следующего поколения русских детей составляет 93 %, а отцов – 88 %. Соответственно поток генов других этнических групп в генофонд русских москвичей за поколение составляет  $m = 0,07$  по материнской линии и  $m = 0,12$  – по отцовской. Максимальный

Таблица 6

Вклад отцов и матерей разных национальностей в генофонд русских детей  
(по данным о браках, заключенных в период с 1955 по 1995 гг.)

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

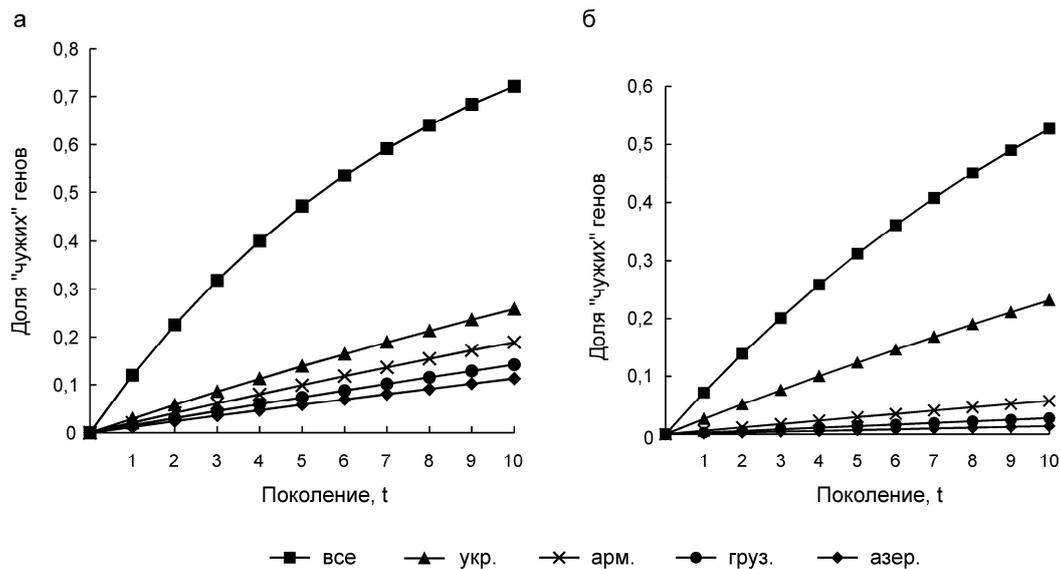
вклад в этот поток на протяжении многих лет вносят украинцы, однако в последние годы заметно возрос поток генов закавказских народов по отцовской линии. Динамика этого процесса в поколениях, отраженная на рис. 6, выражается формулой

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

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

Итог этого анализа заключается в следующем: генный поток по линии отцов (рис. 6а) приводит к тому, что через десять поколений генофонд русских Москвы на 70 % состоит из «чужих генов» (эта динамика будет характерна для Y-сцепленных генов), а по материнской линии (рис. 6б) «примесь» будет составлять половину генофонда (для митохондриальных генов). Для аутосомных генов динамика будет выглядеть усредненным образом. Располагая данными о частотах генетических маркеров в этнических группах, принимающих участие в смешении, на основе этой модели можно рассчитать динамику для конкретного локуса (как это сделано в разделе о миграции).

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



**Рис. 6.** Поток генов другой национальности в генофонд русских детей, родившихся в Москве. а – по линии отцов, б – по линии матерей.

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

### Заключение

Материалы, представленные в данной статье, демонстрируют некоторые отличительные черты городов-мегаполисов как относительно новых популяционных структур: огромный эффективный объем; преобладающая роль центростремительной миграции, полиэтничный состав населения, сложная инфраструктура, сочетающая наличие внутренней подразделенности и аутбридинга. Другие особенности: нестабильный характер естественного воспроизводства населения, искусственная среда обитания, загрязнение среды генотоксическими агентами – остались за рамками нашего рассмотрения. Некоторые из перечисленных особенностей носят общий характер, другие имеют пространственную и временную специфику. В целом можно сказать, что современный

мегаполис в историческом плане представляет новую, непривычную для человека среду обитания (для нашей страны – 4–5 поколений).

Основным фактором популяционной динамики для городского населения является давление миграции. Приток мигрантов, обеспечивающий рост городов, сам по себе приводит к нестабильному состоянию генофонда городского населения. Он постоянно обновляется за счет генов, привносимых мигрантами и в итоге представляет собой неслучайную и изменяющуюся во времени выборку генов из генофондов множества этнотерриториальных групп. Можно сказать, что городские популяции «перекачивают» межпопуляционное разнообразие и соседних, и дальних популяций в свое – внутривидовое. Если принять во внимание еще и характерную для городского населения естественную убыль (вследствие превышения смертности над рождаемостью), то становится оправданным представление о городе как некоей «черной дыре». Как заметили авторы известной монографии (Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971), гены рождаются в сельской местности и умирают в городе. Сам характер миграционных процессов также претерпевает изменения во времени – увеличивается радиус центростремительной миграции, ослабевает ее зависимость от географического расстояния (изоляция расстоянием), все более пестрым становится этнический состав прибывающих в город мигрантов. В результате уве-

личивается внутривнутрипопуляционное генетическое разнообразие городских популяций. Как показано в статье, миграционные процессы могут способствовать не только уменьшению, но и увеличению генетического груза популяции (роль, обычно отводимая другим факторам популяционной динамики – мутационному процессу, релаксации отбора).

Характерной особенностью структуры городского населения является несоответствие модели панмиксной популяции, описываемой законом равновесия Харди–Вайнберга. В большинстве старых городов существовала (а кое-где еще существует) неоднородность расселения различных этнодемографических групп. Историческая преемственность развития отдельных городских частей приводит к тому, что *«город на малом пространстве воспроизводит пространственную генетическую структуру населения обширных регионов страны, из которых шел приток в город»* (Рычков, Балановская, 1996). Пространственная неоднородность генофонда в нативных популяциях сама по себе имеет адаптивное значение. В условиях пространственно деструктурированного генофонда потери в результате неблагоприятных средовых воздействий (например, эпидемий) выше, чем в естественной подразделенной системе. В городе адаптивный смысл подразделенности другой – она формируется не в результате адаптации к экологическим факторам, а консолидации среди «своих».

В российских городах характер генетико-демографических процессов имеет свою специфику. Население крупных городов издавна было полиэтничным и поликонфессиональным. К концу XX в. Москва стала центром панмиксии всех этнорегиональных групп населения прежнего СССР, а затем России и «ближнего зарубежья». Ослабили пространственную подразделенность городских популяций и положительная брачная ассортативность по большинству генетически значимых признаков. В настоящее время предпочтение внутриэтнических браков характерно лишь для «новых» национальных общин, еще не вполне интегрировавшихся в иноэтничную городскую среду. В Москве доля межэтнических браков приблизилась к величине, ожидаемой при панмиксии. Это

оправдывает мелькающие на страницах печатных изданий упоминания о Москве как о «Новом Вавилоне». Максимальные масштабы аутбридинга характерны для русских женщин, потомки которых от смешанных браков в основном выбирают национальность матери.

Методы демографической генетики дают уникальную возможность прогнозирования дальнейших тенденций динамики генофондов городского населения. Очевидно, что межэтнические различия в темпах миграционного и естественного приростов обусловят в долговременной перспективе изменения этнического и конфессионального состава населения крупных городов (сделанный нами вариант прогноза для Москвы (Курбатова, Победоносцева, 2004) в большой степени оправдался материалами Всероссийской переписи населения 2002 г.). В результате следует ожидать динамики в последующих поколениях частот некоторых генных маркеров, распределение которых имеет выраженную этническую специфику. Вследствие асимметричного выбора национальности потомками от смешанных браков такая динамика прогнозируется не только для городской популяции в целом, но и для отдельных этнических групп. В том случае, если поток генов более интенсивен по мужской линии (что характерно для русских москвичей), с наибольшей скоростью будут изменяться частоты генов, локализованных в Y-хромосоме, а с наименьшей скоростью – митохондриальный геном.

Авторы статьи отдают себе отчет в том, что реальные генетические процессы в популяциях должны, несомненно, изучаться методами биохимической и молекулярной генетики, основанными на анализе генетических маркеров, однако глубоко убеждены в том, что изучение методами демографической генетики должно предшествовать процессу формирования выборки для лабораторных исследований. Представление о городской популяции как о живом развивающемся организме важно не только для фундаментальной науки, но и для практических целей – профилактической медицины и медицинской генетики (динамика параметров генетического груза, изменение спектра наследственной патологии). Представления о

сложности и динамичности генетической структуры городского населения могут быть востребованы и в той области судебной медицины, которая занимается генетической идентификацией личности и установлением родственных связей между индивидуумами, поскольку все необходимые для таких анализов вероятностные расчеты должны быть основаны на данных о частотах аллелей в конкретной («референтной») популяции в конкретном временном интервале.

Авторы благодарят проф. Л.А. Животовского за ценные консультации. Исследования, положенные в основу данной статьи, в разные годы выполнялись благодаря финансовой поддержке ГНТП «Приоритетные направления генетики», Программы правительства Москвы «Наука – Москве», RSS HESR, РФФИ и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Динамика генофондов растений, животных и человека».

### Литература

- Алексеев В.П. Очерки экологии человека. М.: Наука, 1993. 191 с.
- Алексеева Т.И. Адаптация человека в различных экологических нишах Земли (биологические аспекты). Курс лекций. М.: МНЭПУ, 1998. 280 с.
- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. 431 с.
- Алтухов Ю.П., Курбатова О.Л. Проблема адаптивной нормы в популяциях человека // Генетика. 1990. Т. 26. № 4. С. 583–598.
- Алтухов Ю.П., Курбатова О.Л., Ботвиньев О.К. и др. Генные маркеры и болезни: генетические, антропометрические и клинические особенности детей, больных острой пневмонией // Генетика. 1981. Т. 17. № 5. С. 920–931.
- Алтухов Ю.П., Шереметьева В.А., Рычков Ю.Г. Гетерозис как причина акселерации у человека // Докл. РАН. 2000. Т. 370. № 1. С. 130–133.
- Асанов А.Ю. Популяционная динамика и геогеография бета-талассемии в республиках бывшего СССР: Автореф. дис. ... д-ра. биол. наук. М.: МГНЦ РАМН, 1997. 42 с.
- Атраментова Л.А. Брачная структура харьковской популяции по национальности и месту рождения // Генетика. 1991а. Т. 27. № 4. С. 737–745.
- Атраментова Л.А. Брачная структура населения г. Харькова в отношении генетически значимых социально-демографических признаков // Генетика. 1991б. Т. 27. № 5. С. 920–927.
- Атраментова Л.А., Анцупова В.В. Пространственно-географические характеристики брачной миграции в Луганской области // Генетика. 2006 (в печати).
- Атраментова Л.А., Мещерякова И.П. Динамика демографической и брачной структуры евпаторийской популяции // Генетика. 2006 (в печати).
- Атраментова Л.А., Мухин В.Н., Филипцова О.В. Генетико-демографические процессы в городских популяциях Украины в 90-х годах. Брачная структура донецкой популяции // Генетика. 2000. Т. 36. № 1. С. 93–99.
- Атраментова Л.А., Филипцова О.В. Генетико-демографические процессы в городских популяциях Украины в 90-х годах. Брачная структура харьковской популяции // Генетика. 1998. Т. 34. № 8. С. 1120–1126.
- Атраментова Л.А., Филипцова О.В. Генетико-демографические процессы в городских популяциях Украины в 90-х годах. Брачная структура полтавской популяции // Генетика. 1999. Т. 35. № 12. С. 1699–1705.
- Атраментова Л.А., Филипцова О.В. Пространственные характеристики брачной миграции в белгородской популяции // Генетика. 2005а. Т. 41. № 5. С. 686–696.
- Атраментова Л.А., Филипцова О.В. Генетико-демографическая структура белгородской популяции: возраст, национальность, образование, профессия // Генетика. 2005б. Т. 41. № 6. С. 823–829.
- Атраментова Л.А., Филипцова О.В., Осипенко С.Ю. Генетико-демографические процессы в городских популяциях Украины в 90-х годах. Этнический состав миграционного потока харьковской популяции // Генетика. 2002а. Т. 38. № 7. С. 972–979.
- Атраментова Л.А., Филипцова О.В., Осипенко С.Ю. Генетико-демографические процессы в городских популяциях Украины в 90-х годах. Национальность и место рождения мигрантов в полтавской популяции // Генетика. 2002б. Т. 38. № 9. С. 1276–1281.
- Атраментова Л.А., Филипцова О.В., Мухин В.Н., Осипенко С.Ю. Генетико-демографические процессы в городских популяциях Украины в 90-х годах. Этногеографические характеристики миграции в донецкой популяции // Генетика. 2002в. Т. 38. № 10. С. 1402–1408.
- Бочков Н.П. Клиническая генетика. М.: Медицина, 1997. 288 с.
- Бунак В.В. Род Ното, его возникновение и последующая эволюция. М.: Наука, 1980. 329 с.
- Васильева Л.И. Динамика генетико-демографической структуры населения курской области. Миграционные процессы // Генетика. 2002.

- Т. 38. № 4. С. 546–533.
- Вишневецкий А., Андреев Е. В ближайшие полвека население России может расти только за счет миграции // *Население и общество. Информационный бюллетень Центра демографии и экологии человека ИИП РАН*. № 54. Июнь 2001.
- Ганцкая О.А., Дебец Г.Ф. О графическом изображении результатов статистического обследования межнациональных браков // *Сов. этнография*. 1966. № 3. С. 109–118.
- Гинтер Е.К., Ревазов А.А., Петрин А.Н. Влияние урбанизации на груз наследственных болезней в популяциях // *Наследственность человека и окружающая среда* / Ред. Ю.П. Алтухов. М.: Наука, 1992. Вып. 2. С. 22–35.
- Демографический энциклопедический словарь. М.: Сов. энцикл., 1985. С. 97–98.
- Дубинин Н.П., Алтухов Ю.П., Курбатова О.Л., Сусков И.И. Интегральная генетическая характеристика «адаптивной нормы» в популяциях человека // *Докл. АН СССР*. 1976. Т. 230. № 4. С. 957–960.
- Дуброва Ю.Е., Богатырева Л.В. Изменчивость антропометрических признаков у новорожденных – потомков русско-бурятских браков // *Генетика*. 1993. Т. 29. № 10. С. 1702–1711.
- Дуброва Ю.Е., Гаврилец С.Ю. Эпистатическое взаимодействие генов у потомков отдаленных браков, заключенных в пределах русского населения // *Докл. АН СССР*. 1989. Т. 309. № 1. С. 211–215.
- Дуброва Ю.Е., Шенин В.А. Генетические факторы адаптации русского населения западного участка байкало-амурской магистрали // *Наследственность человека и окружающая среда* / Ред. Ю.П. Алтухов. М.: Наука, 1992. Вып. 2. С. 55–67.
- Животовский Л.А. Интеграция полигенных систем в популяциях. М.: Наука, 1984. 183 с.
- Животовский Л.А., Хуснутдинова Э.К. Референтная популяция и судебно-медицинская ДНК-экспертиза: меж- и внутриэтнические различия по ДНК-маркерам и оценка вероятности идентификации // *Мед. генетика*. 2003. Т. 2. № 5. С. 201–206.
- Жирнова Г.В. Брак и свадьба русских горожан в прошлом и настоящем. М.: Наука, 1980. 150 с.
- Жомова В.К. Материалы по изучению круга брачных связей в русском населении // *Вопр. антропологии*. 1965. Вып. 21. С. 111–114.
- Иванов В.П., Чурносков М.И., Кириленко А.И. Брачная структура г. Курска // *Генетика*. 1996. Т. 32. № 3. С. 440–444.
- Икрамов К.М., Дуброва Ю.Е., Алтухов Ю.П., Подогас А.В. Популяционно-генетическое изучение дифференциальной плодовитости человека (на примере привычного невынашивания беременности). 2. Распределение генотипов и уровни гетерозиготности по совокупности биохимических маркеров генов // *Генетика*. 1986. Т. 22. № 8. С. 2192–2201.
- Итоги Всероссийской переписи населения 2002 г. Т. 10. Продолжительность проживания населения в месте постоянного жительства. М.: ИИЦ «Статистика России», 2005. 382 с.
- Кабузан В.М. Народы России в XVIII веке: численность и этнический состав. М.: Наука, 1990. 256 с.
- Курбатова О.Л. Опыт генодемографического исследования больших панмиксных популяций. Генетическая структура двух последовательных поколений жителей Москвы // *Вопр. антропологии*. 1975. Вып. 50. С. 30–45.
- Курбатова О.Л. Генетические процессы в городском населении (опыт генодемографического исследования популяции г. Москвы): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1977. 22 с.
- Курбатова О.Л. Выявление адаптивного значения полиморфизма групп крови человека путем анализа совокупности локусов. Уровни гетерозиготности и разнообразие фенотипов в двух поколениях // *Генетика*. 1996. Т. 32. № 7. С. 996–1006.
- Курбатова О.Л. Этнодемографические процессы и экологическая ситуация в Москве в свете проблемы генетической безопасности населения // *Безопасность России. Безопасность и устойчивое развитие крупных городов*. М.: МГФ «Знание», 1998. С. 311–335.
- Курбатова О.Л. Эколого-генетические аспекты миграции // «*Экология человека: от прошлого к будущему*»: Докл. Всерос. науч. конф. «Научные труды МНЭПУ» Вып. 1. Сер. «Экология» / Сост. Р.В. Татевосов. М.: Изд-во МНЭПУ, 2001. С. 44–61.
- Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю. Роль миграционных процессов в формировании брачной структуры московской популяции. Сообщение 2. Брачная ассортативность в отношении возраста, мест рождения и национальности супругов // *Генетика*. 1988а. Т. 24. № 9. С. 1679–1688.
- Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю. Роль миграционных процессов в формировании брачной структуры московской популяции. Сообщение 3. Брачная ассортативность как фактор, противодействующий аутбридингу // *Генетика*. 1988б. Т. 24. № 9. С. 1689–1695.
- Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю. Генетико-демографические процессы при урбанизации: миграция, аутбридинг и брачная ассортативность // *Наследственность человека и окружающая среда* / Ред. Ю.П. Алтухов. М.: Наука, 1992. Вып. 2. С. 7–22.

- Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю. Генетико-демографические процессы в многонациональной популяции // Усп. соврем. генетики. 1996. Вып. 20. С. 38–61.
- Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю. Урбанизированные популяции // Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях. Гл. 5.2. / Ред. Ю.П. Алтухов. М.: Наука, 2004. С. 433–516.
- Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю., Имашева А.Г. Роль миграционных процессов в формировании брачной структуры московской популяции. Сообщение 1. Возраст, место рождения и национальность вступающих в брак // Генетика. 1984. Т. 20. № 3. С. 501–511.
- Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю. Генетико-демографические процессы при урбанизации: миграция, аутбридинг и брачная ассортативность // Наследственность человека и окружающая среда / Ред. Ю.П. Алтухов. М.: Наука, 1992. Вып. 2. С. 7–22.
- Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю., Свежинский Е.А. Генетико-демографические процессы в московской популяции в середине 1990-х годов. Миграция и эмиграция как факторы изменения генетического разнообразия популяции // Генетика. 1997. Т. 33. № 12. С. 1688–1997.
- Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю., Свежинский Е.А. Влияние этноконфессиональных факторов на динамику генофонда населения Москвы // Мусульмане изменяющейся России. М.: Российская политическая энциклопедия (РОССПЭН), 2002. С. 142–172.
- Курбатова О.Л., Свежинский Е.А., Победоносцева Е.Ю., Асанов А.Ю. Прогноз временной динамики частот генов в населении России под воздействием притока мигрантов // Тез. 2-го (4-го) Российского съезда медицинских генетиков. Курск, 2000. С. 62–64.
- Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978. 555 с.
- Лимборская С.А., Хуснутдинова Э.К., Балановская Е.В. Этногеномика и геногеография народов Восточной Европы. М.: Наука, 2002. 261 с.
- Миграционная ситуация в Москве и основные направления работы миграционных служб г. Москвы. Аналитическая справка. М., 1997. 13 с.
- Население СССР - 1988: Статистический ежегодник. М.: Финансы и статистика, 1989. 704 с.
- Население России. 1999. Седьмой ежегодный демографический доклад / Под ред. А.Г. Вишневого. М.: Книжный дом «Университет», 2000. 156 с.
- Некрасова Е.П. Популяционно-генетическая структура городской популяции Туркменистана и распространенность в ней моногенной наследственной патологии: Автореф. дис. ... канд. мед. наук. М., 1992. 24 с.
- Петрин А.Н. Наследственные болезни в популяциях с различной генетической структурой: Автореф. дис. ... д-ра мед. наук. М., 1992. 37 с.
- Плохинский Н.А. Биометрия. М.: МГУ, 1970. 365 с.
- Победоносцева Е.Ю., Свежинский Е.А., Курбатова О.Л. Генетико-демографические процессы в московской популяции в середине 1990-х годов. Анализ этногеографических параметров миграции: изоляция расстоянием // Генетика. 1998. Т. 34. № 3. С. 423–430.
- Пузырев В.П., Степанов В.А. Патологическая анатомия генома человека. Новосибирск: Наука. Сиб. предприятие РАН, 1997. 224 с.
- Рычков Ю.Г. Сравнительное изучение генетического процесса в урбанизированной и изолированных популяциях // Вопр. антропологии. 1979. Вып. 63. С. 3–21.
- Рычков Ю.Г. Генетика человека (демографические аспекты) // Демографический энциклопедический словарь. М.: Сов. энцикл., 1985. С. 84–87.
- Рычков Ю.Г., Балановская Е.В. Концепция эколого-генетического мониторинга населения России // Усп. соврем. генетики. Вып. 20. М.: Наука, 1996. С. 3–37.
- Рычков Ю.Г., Жукова О.В., Шереметьева В.А. и др. Генофонд и геногеография народонаселения. Т. 1. Генофонд населения России и сопредельных стран. СПб.: Наука, 2000. 611 с.
- Салюкова О.А. Наследственные болезни и факторы в сельских районах и малых городах Томской области: Автореф. дис. ... канд. мед. наук. М., 1993. 25 с.
- Салюкова О.А., Назаренко Л.П., Пузырев В.П., Салюков В.Б. Генетико-демографическая характеристика сельских районов и малых городов Томской области // Генетика. 1997. Т. 33. № 7. С. 1005–1011.
- Свежинский Е.А., Курбатова О.Л. Опыт исторической реконструкции генетико-демографической структуры московской популяции на рубеже XIX и XX веков // Генетика. 1999. Т. 35. № 8. С. 1149–1159.
- Свежинский Е.А., Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю. Дифференциальный вклад мужчин и женщин разных национальностей в генофонд московской популяции // Мужчина и женщина в современном мире: меняющиеся роли и образы. Т. 2 (Труды III Междунар. конф. по гендерным исследованиям). М.: Ин-т этнологии и антропологии РАН, 1999. С. 150–161.
- Святова Г.С., Куандыков Е.У., Чулкина М.П. Генетико-демографическая характеристика популяции большого многонационального города: (на примере Алма-Аты) // Генетика.

1988. Т. 24. № 7. С. 1269–1275.
- Соловечук Л.Л. Генетические аспекты адаптации человека к экстремальным условиям среды // *Наследственность человека и окружающая среда* / Ред. Ю.П. Алтухов. М.: Наука, 1992. Вып. 2. С. 35–54.
- Спицын В.А. Биохимический полиморфизм человека. М.: МГУ, 1985. 214 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 335 с.
- Фогель Ф., Мотульски А. Генетика человека. Т. 3. М.: Мир, 1990. 366 с.
- Чуйко Л.В. Браки и разводы. М.: Статистика, 1975. 176 с.
- Юхнева Н.В. Этнический состав и этносоциальная структура населения Петербурга. Л.: Наука, 1984. 223 с.
- Bittles A.H. Consanguineous Marriage: Current Global Incidence and its Relevance to Demographic Research / Research Report. No 90-186. Population Studies Center. University of Michigan, 1990. 11 p.
- Cavalli-Sforza L.L., Bodmer W.F. The Genetics of Human Populations. San Francisco: Freeman and Co, 1971. 959 p.
- Coleman D. Ethnic intermarriage // *Minority populations: Proc. of the 27th annual symposium of the Galton Institute* / Eds A.H. Bittles, D.F. Roberts. London: McMillan, 1992. P. 208–240.
- Holzgreve W., Miny P., Tercanli S., Horst J. Health problems of the turkish minority in Germany: experiences with a prenatal  $\beta$ -talassaemia detection programme // *Minority Populations. Genetics, Demography and Health* / Ed. A.N. Bittles, D.F. Roberts. London: The Macmillan Press Ltd, 1992. P. 156–171.
- Kurbatova O.L., Pobedonostseva E.Yu. Genetic demography of the Moscow population: migration, outbreeding and assortative mating // *Ann. Hum. Biol.* 1991. V. 18. № 1. P. 31–46.
- Kurbatova O.L., Pobedonostseva E.Yu. Assortative mating among minority ethnic groups in Moscow and other large cities of the CIS // *Minority Populations. Genetics, Demography and Health* / Ed. A.N. Bittles, D.F. Roberts. London: The Macmillan Press Ltd., 1992. P. 241–256.
- Minority Populations. Genetics, Demography and Health / Ed. A.N. Bittles, D.F. Roberts. London: The Macmillan Press Ltd, 1992. 276 p.
- Morton N.E. Isolation by distance in human populations // *Ann. Hum. Genet.* 1977. V. 40. P. 361–365.
- Morton N.E., Chung C.S., Mi M.P. Genetics of Interracial Crosses in Hawaii. Karger, 1967. 158 p.
- Penrose L.S. Evidence for heterosis in man // *Proc. Roy. Soc. Lond.* 1955. V. 144B. P. 203–213.
- Spuhler J.N. Assortative mating with respect to physical characteristics // *Eugenics Quart.* 1968. V. 15. № 2. P. 128–140.
- Susanne C. Assortative mating: Biodemographical structure of human populations // *J. Hum. Evol.* 1979. V. 8. P. 799–804.

## URBAN POPULATIONS: GENETIC DEMOGRAPHY APPROACH (MIGRATION, SUBDIVISION, OUTBREEDING)

O.L. Kurbatova, E.Yu. Pobedonostseva

N.I. Vavilov Institute of General Genetics, RAS, Moscow, Russia, e-mail: kurbatova@vigg.ru

### Summary

Specific features of an urban population as an object of population-genetics study have been considered. Much attention has been given to the methods of genetic demography, that enable us to estimate main parameters of urban population structure using demographic statistics sources and records. Temporal dynamics of migration parameters, marriage structure and population spatial heterogeneity have been analyzed on the basis of a long-term study of the Moscow population fulfilled by the authors of the present paper with inclusion of published data on other urban populations of Russia and bordering countries. Presented is a model of genetic-demographic processes in a modern conurbation – a new outbred type of population structure, which is turning into a centre of panmixia of various ethnoterritorial groups. Centripetal migration that enlarges intrapopulation genetic variability proves to be the main factor of population dynamics accounting for the conurbation gene pool instability. A prediction of gene frequency temporal dynamics in an urban population under migration pressure has been elaborated for some genetic markers, including monogenic hereditary diseases. Ideas of complexity and instability of an urban population structure, that have been formulated in this paper, may be interesting not only for fundamental science, but also for specialists in clinical genetics, preventive and forensic medicine.