

УДК 575.17;599.9

## ГЕНЕТИКО-ДЕМОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЙ СМЕРТНОСТИ И ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЙ ПЛОДОВИТОСТИ КАК КОМПОНЕНТ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА (ПО МАТЕРИАЛАМ ПЕРЕПИСЕЙ НАСЕЛЕНИЯ РОССИИ)

© 2022 г. А. С. Грачева<sup>1</sup> \*, Е. Ю. Победоносцева<sup>1</sup>, И. Г. Удина<sup>1</sup>, О. Л. Курбатова<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, Россия

\*e-mail: palesa@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.06.2022 г.

После доработки 30.06.2022 г.

Принята к публикации 30.06.2022 г.

На основе материалов демографической статистики Росстата и переписей населения проведен статистический анализ временной и межэтнической изменчивости показателей естественного воспроизводства и параметров отбора (индексов Кроу) в народонаселении СССР и РФ. Показано многократное снижение за столетний период компоненты отбора, обусловленной дифференциальной смертностью (индекс  $I_m$ ). Выявлена значительная временная динамика компоненты отбора, обусловленной дифференциальной плодовитостью (индекс  $I_f$ ) и продемонстрированы принципиальные отличия характера этой динамики у различных этнических групп: у нескольких групп наблюдается релаксация этой компоненты отбора, у большинства групп динамика индекса  $I_f$  отсутствует или он даже возрастает во времени. Показано, что интенсивность межгруппового отбора, основанного на межэтнических различиях в рождаемости, в масштабах СССР возрастала на протяжении полувека и была на порядок выше, чем в масштабах современной России. Обсуждаются генетико-демографические следствия выявленных тенденций.

**Ключевые слова:** дифференциальная смертность, дифференциальная плодовитость, индексы Кроу, внутригрупповой отбор, межгрупповой отбор, временная динамика, этнические группы, переписи населения, Россия, СССР

DOI: 10.31857/S0042132422050064

### ВВЕДЕНИЕ

Проблема естественного отбора является наиболее сложной в популяционной генетике, особенно применительно к человеку (Алтухов, 2003). В ряде публикаций, появившихся в советский период, можно даже найти утверждения о том, что в современных урбанизированных популяциях человека отбор отсутствует, ибо развитие цивилизации освободило человечество от действия общебиологических закономерностей. В то же время очевидно, что наличие естественного отбора можно полностью исключить лишь в том гипотетическом случае, если в популяции отсутствует смертность до наступления репродуктивного возраста (точнее, до конца репродуктивного периода) и все индивидуумы имеют равное число потомков. Отсюда следует, что интенсивность естественного отбора в популяциях человека можно оценить на основе данных демографической статистики. Уже больше полувека назад Джеймсом Кроу (Crow, 1958) разработан такой метод, в основу которого положена фундаментальная теорема естествен-

ного отбора Р. Фишера. Индекс Кроу или индекс тотального отбора называют также индексом потенциального отбора, поскольку он дает максимально возможную оценку интенсивности отбора в предположении, что все индивидуальные различия в приспособленности обусловлены генетически. Индекс Кроу состоит из двух компонент: 1) обусловленная дифференциальной дорепродуктивной смертностью ( $I_m$ ), и 2) обусловленная дифференциальной плодовитостью ( $I_f$ ).

За время, прошедшее с момента опубликования работы Кроу, появились сотни публикаций, содержащих данные об индексах Кроу во многих популяциях Земного шара. Обобщение этих данных представлено в нескольких сводках (Спицына, 1993, 2006; Спицын и др., 1994; Пузырев и др. 1999; Spuhler, 1976). Нами на основе литературных и собственных данных создана база данных “Отбор”, включающая параметры отбора (индексы Кроу) в 278 популяциях различного иерархического уровня (от элементарных до национальных сообществ), проживающих на всех обитае-

мых континентах Земного шара и представленных всеми расами, лингвистическими семьями, религиозными конфессиями и хозяйственно-культурными укладами – от охотников и собирателей до жителей современных мегаполисов. Значения компоненты отбора, обусловленной дорепродуктивной смертностью, в мировом масштабе варьируют в пределах от 0.003 до 2.980 (при среднем значении  $I_m = 0.363 \pm 0.022$ ), имея минимальные и максимальные значения в городских популяциях, разделенных во времени одним веком. Значения индекса  $I_f$  варьируют в пределах от 0.049 до 1.675, в среднем составляя  $0.342 \pm 0.014$ , то есть почти такую же величину, что и компонента, обусловленная дифференциальной смертностью (Курбатова и др., 2007; Kurbatova et al., 2005). Анализ базы данных “Отбор” в отношении временной динамики параметров отбора показал, что процесс релаксации (ослабления) отбора, обычно принимаемый как общая мировая тенденция, имеет свою специфику в популяциях разных типов и на разных ступенях общественного развития. Временная изменчивость параметров отбора была нами ранее изучена по материалам Всесоюзной переписи населения 1979 года для населения 15 союзных республик и, отдельно, для титульных национальностей этих республик (Тимаков, Курбатова, 1991). Население современной России сохранило разнообразие этнического состава – в связи с этим актуально продолжить такое исследование для реалий XXI в.

Существенно новым подходом, примененным в данной работе, является раздельное рассмотрение двух принципиально различающихся типов отбора: **внутригруппового**, основанного на межиндивидуальных различиях в приспособленности (дифференциальное размножение генотипов); и **межгруппового**, основанного на различиях в средней приспособленности популяций (дифференциальный прирост отдельных групп) (Курбатова, Победоносцева, 2004, 2009, 2017; Курбатова и др., 2007, 2012).

Изучение временной динамики параметров отбора имеет не только теоретическое значение – проблема релаксации отбора тесно связана с возможностью увеличения генетического груза популяции; наличие межгруппового отбора (межэтнических различий по темпам естественного прироста) ведет к изменению этнического состава населения и, следовательно, к динамике генофонда популяции во времени.

Цель данного исследования – сравнительный анализ временной, внутригрупповой и межгрупповой (межэтнической) изменчивости параметров отбора в масштабах России и СССР.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Интенсивность отбора, обусловленного дифференциальной смертностью ( $I_m$ ), рассчитана следующим образом:

$$I_m = p_d/p_s,$$

где  $p_d$  и  $p_s$  – доля индивидуумов соответственно умерших и доживших до наступления репродуктивного возраста ( $p_d + p_s = 1$ ).

Для оценки интенсивности отбора, обусловленного дифференциальной плодовитостью ( $I_f$ ), были рассчитаны среднее число потомков, приходящееся на одну женщину с завершённым репродуктивным периодом ( $\bar{k}$ ), и величина межсемейных различий в числе потомков, измеряемая дисперсией ( $V_k$ ):

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

Для расчета компоненты  $I_m$  использованы Таблицы смертности и ожидаемой продолжительности жизни населения СССР (1989) и России за 2019 г. (www.gks.ru); для расчета компоненты  $I_f$  – материалы Всесоюзной переписи населения СССР 1989 г. (ВПН-1989), материалы Всероссийских переписей населения 2002 (ВПН-2002) и 2010 гг. (ВПН-2010) (www.rosstat.gov.ru), в которых имеются данные о плодовитости возрастных когорт женщин с завершённым репродуктивным периодом. Индексы  $I_f$  и их составляющие – среднее число потомков ( $\bar{k}$ ) и его дисперсия ( $V_k$ ) рассчитаны по каждой этнической группе для 7 возрастных когорт женщин с исчерпанной плодовитостью (старше 40 лет).

Интенсивность межгруппового отбора, обусловленного межэтническими различиями в рождаемости, рассчитана по формуле:

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

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

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### *Компонента отбора, обусловленная дифференциальной смертностью*

Для России, как и для всего человечества на протяжении большей части истории, была характерна высокая детская смертность и, соответственно, высокие значения  $I_m$ . Еще в XIX в. более половины детей не доживало до возраста репродукции (Рашин, 1956) ( $p_d > p_s$ ;  $I_m > 1$ ).

В масштабах СССР, на протяжении всего периода его существования, компонента отбора, обусловленная дорепродуктивной смертностью, постоянно снижалась (табл. 1) и уменьшилась к концу

**Таблица 1.** Оценки компоненты  $I_m$  для населения СССР за период 1926–1987 гг.

Годы	Все население			Городское население			Сельское население		
	$I_{m\sigma}$	$I_{m\varphi}$	$I_m$	$I_{m\sigma}$	$I_{m\varphi}$	$I_m$	$I_{m\sigma}$	$I_{m\varphi}$	$I_m$
1926–1927	0.538	0.464	0.502	0.455	0.389	0.422	0.553	0.477	0.515
1938–1939	0.485	0.427	0.458	0.527	0.453	0.490	0.466	0.414	0.441
1958–1959	0.085	0.068	0.076	0.078	0.060	0.070	0.088	0.074	0.081
1969–1970	0.054	0.040	0.047	0.048	0.033	0.041	0.060	0.046	0.054
1978–1979	0.060	0.044	0.052	0.048	0.033	0.041	0.076	0.058	0.068
1986–1987	0.053	0.038	0.045	0.042	0.028	0.035	0.068	0.054	0.062

Примечание:  $I_{m\sigma}$ ,  $I_{m\varphi}$ ,  $I_m$  – компонента отбора, обусловленная дифференциальной смертностью, соответственно для мужского, женского и обоих полов.

**Таблица 2.** Параметры дифференциальной смертности для населения РФ в 2018–2019 гг.

Параметры	1-ый вариант – $p_d$ до 20 лет			2-ой вариант – $p_d$ до 30 лет		
	мужчины	женщины	оба пола	мужчины	женщины	оба пола
$p_d$	0.01359	0.00917	0.01144	0.03118	0.01528	0.02342
$p_s$	0.98641	0.99083	0.98856	0.96882	0.98472	0.97658
$I_m$	0.01380	0.0093	0.01157	0.03218	0.01552	0.02398

Примечание:  $p_d$  – доля умерших до наступления репродуктивного периода,  $p_s$  – доля доживших до начала репродуктивного периода,  $I_m$  – компонента отбора, обусловленная дифференциальной смертностью.

1980-х гг. до  $I_m = 0.04$ ; причем значения  $I_m$  для всех временных интервалов в городском населении были меньше, чем в сельском (кроме 1930-х гг.), а для женщин меньше, чем для мужчин (Тимаков, Курбатова, 1991). При этом даже в 1970-е и 1980-е гг. отмечались значительные, более чем четырехкратные, различия между республиками в составе СССР в значениях компоненты отбора, обусловленной дифференциальной смертностью – индекс  $I_m$  варьировал от 0.030 в БССР до 0.131 в Таджикистане (Тимаков, Курбатова, 1991). Практически во всех республиках значения  $I_m$  были больше для мужчин, чем для женщин, и для сельского населения больше, чем для городского.

Параметры дифференциальной смертности для современного населения РФ рассчитаны в двух вариантах: в первом начало репродуктивного периода принималось равным 20 годам (соответственно,  $p_s$  будет равным доле доживших до 20 лет); во втором – 30 годам, с учетом увеличения возраста деторождения в последнем поколении россиян (табл. 2). Согласно первому варианту, до 20 лет доживают почти 99% мужчин и 99% женщин. Компонента отбора, обусловленная дифференциальной смертностью, снизилась до значения  $I_m = 0.01$  (для сравнения – в РСФСР в 1970-е гг.  $I_m = 0.042$ ; в 1980-е – 0.034). Согласно второму варианту, до 30 лет доживают менее 97% мужчин и 98.5% женщин. Компонента отбора, обусловленная дифференциальной смертностью, выше, чем в 1-ом ва-

рианте –  $I_m = 0.02$  (0.03 у мужчин и 0.015 у женщин), что тоже очень мало.

*Компонента отбора, обусловленная  
дифференциальной плодовитостью.  
Внутригрупповой отбор*

**1989 г.** По материалам ВПН-1989 – последней переписи, проведенной в рамках единого союзного государства – рассчитаны параметры дифференциальной плодовитости как компоненты естественного отбора (индекс Кроу) для титульных национальностей республик СССР. Индексы дифференциальной плодовитости ( $I_f$ ) и их составляющие – среднее число потомков ( $\bar{k}$ ) и его дисперсия ( $V_k$ ) рассчитаны по каждой этнической группе для 7 возрастных когорт женщин с исчерпанной плодовитостью: самая старшая возрастная когорта включала женщин, родившихся до 1920 г., а самая младшая – женщин, родившихся в 1945–1949 гг.

Временная динамика параметров дифференциальной плодовитости в 15 этнических группах бывшего СССР представлена в табл. 3. Данные этой таблицы демонстрируют не только общеизвестные межэтнические (межконфессиональные) различия в рождаемости, но и принципиальные различия характера временной динамики этих показателей.

Этнические группы, представленные в табл. 3, можно условно подразделить на три категории:

**Таблица 3.** Параметры дифференциальной плодovitости женщин титульных национальностей союзных республик СССР, рассчитанные по материалам ВПН-1989

Возрастная когорта, лет	Годы рождения женщин	$\bar{k}$	$V_k$	$I_f$	$\bar{k}$	$V_k$	$I_f$	$\bar{k}$	$V_k$	$I_f$
<b>Русские</b>										
40–44	1945–1949	1.744	1.057	0.347	1.942	1.234	0.327	2.026	1.308	0.319
45–49	1940–1944	1.830	1.225	0.366	1.982	1.357	0.345	2.131	1.545	0.340
50–54	1935–1939	1.890	1.393	0.390	2.006	1.540	0.383	2.240	1.852	0.369
55–59	1930–1934	2.006	1.817	0.451	2.046	1.932	0.462	2.341	2.287	0.417
60–64	1925–1929	2.096	2.378	0.541	2.023	2.209	0.539	2.416	2.959	0.597
65–69	1920–1924	2.160	3.048	0.653	2.085	2.766	0.636	2.523	3.616	0.568
>70	до 1919	2.892	5.164	0.618	2.588	4.043	0.604	3.112	4.889	0.505
<b>Украинцы</b>										
<b>Белорусы</b>										
<b>Литовцы</b>										
<b>Грузины</b>										
<b>Молдавцы</b>										
40–44	1945–1949	2.463	2.463	0.451	2.134	1.843	0.405	1.989	1.573	0.398
45–49	1940–1944	2.633	2.633	0.436	2.270	2.002	0.388	2.039	1.773	0.427
50–54	1935–1939	2.854	2.854	0.442	2.356	2.311	0.416	2.104	2.094	0.473
55–59	1930–1934	3.073	3.073	0.545	2.421	2.566	0.438	2.153	2.478	0.534
60–64	1925–1929	3.230	3.230	0.573	2.451	3.016	0.502	2.248	3.181	0.630
65–69	1920–1924	3.539	3.539	0.635	2.424	3.467	0.590	2.430	4.132	0.699
>70	до 1919	3.696	3.696	0.532	2.846	4.341	0.536	2.691	5.065	0.699
<b>Латыши</b>										
<b>Эстонцы</b>										
<b>Армяне</b>										
40–44	1945–1949	1.788	1.408	0.441	1.923	1.474	0.399	2.305	2.396	0.451
45–49	1940–1944	1.707	1.425	0.489	1.851	1.531	0.447	2.681	3.136	0.436
50–54	1935–1939	1.692	1.567	0.547	1.850	1.658	0.485	2.904	3.725	0.442

Таблица 3. Окончание

Возрастная когорта, лет	Годы рождения женщин	$\bar{k}$	$V_k$	$I_f$	$\bar{k}$	$V_k$	$I_f$	$\bar{k}$	$V_k$	$I_f$
55–59	1930–1934	1.632	1.571	0.590	1.805	1.815	0.557	2.956	4.759	0.545
60–64	1925–1929	1.610	1.744	0.673	1.780	2.104	0.664	3.144	5.664	0.573
65–69	1920–1924	1.732	2.360	0.787	1.845	2.605	0.765	3.050	5.912	0.635
>70	до 1919	1.931	3.213	0.862	1.933	3.271	0.875	3.734	7.419	0.532
<b>Туркмены</b>										
40–44	1945–1949	6.367	8.549	0.211	3.908	6.086	0.398	6.009	7.823	0.217
45–49	1940–1944	7.159	10.260	0.200	4.599	7.198	0.340	6.705	9.368	0.208
50–54	1935–1939	7.354	11.060	0.205	4.989	7.807	0.314	6.925	10.360	0.216
55–59	1930–1934	7.223	11.990	0.230	5.043	8.290	0.326	6.788	11.180	0.243
60–64	1925–1929	6.505	13.220	0.312	4.732	8.982	0.401	6.162	11.900	0.313
65–69	1920–1924	5.462	14.380	0.482	4.303	8.862	0.479	5.486	12.390	0.412
>70	до 1919	4.677	12.120	0.554	4.236	8.096	0.451	4.920	11.480	0.474
<b>Таджики</b>										
40–44	1945–1949	6.936	10.260	0.213	4.798	7.892	0.343	6.169	9.008	0.237
45–49	1940–1944	7.507	11.610	0.206	6.086	10.020	0.271	7.232	11.210	0.214
50–54	1935–1939	7.580	11.820	0.206	6.484	10.740	0.255	7.577	12.220	0.213
55–59	1930–1934	7.293	12.070	0.227	6.481	11.620	0.277	7.345	13.210	0.245
60–64	1925–1929	6.742	12.730	0.280	5.992	12.140	0.338	6.528	13.980	0.328
65–69	1920–1924	5.997	13.340	0.371	5.492	12.310	0.408	5.603	13.560	0.432
>70	до 1919	5.495	12.710	0.421	4.734	11.560	0.516	4.948	12.690	0.518
<b>Киргизы</b>										

Примечание:  $\bar{k}$  – среднее число рожденных потомков,  $V_k$  – дисперсия плодовитости,  $I_f$  – индекс Кроу (компонента отбора, обусловленная дифференциальной плодовитостью). Здесь и в табл. 4 и 5.

1) расширенное воспроизводство (5–7 детей), большая межсемейная дисперсия плодовитости и невысокие значения  $I_f$  (узбеки, таджики, киргизы, туркмены, казахи); 2) суженное воспроизводство (2 и менее детей), низкая дисперсия плодовитости и высокие значения  $I_f$  (латыши, эстонцы, русские, украинцы); 3) категория с промежуточными характеристиками (армяне, грузины, азербайджанцы, молдаване, белорусы, литовцы). Среднее число потомков у русских, украинцев, белорусов, молдаван, литовцев, армян и грузин постоянно уменьшалось от старших когорт к младшим, в то время как у народов Средней Азии и азербайджанцев в течение длительного периода наблюдалось увеличение  $\bar{k}$ , и только в последних двух когортах этот показатель несколько снизился, но все же превышает среднюю плодовитость женщин, родившихся в начале XX в. У эстонцев и латышей динамика  $\bar{k}$  выражена очень слабо. Результатом такой разнонаправленной динамики явилось увеличение межэтнических различий по показателям средней плодовитости. В самой старшей возрастной когорте  $\bar{k}$  варьирует от 1.93 (латыши, эстонцы) до 5.50 (таджики), а в самой младшей – от 1.74 (русские) до 6.94 (таджики).

Наиболее выражена временная динамика межсемейной дисперсии плодовитости, которая носит однонаправленный характер в сторону уменьшения у всех этнических групп (табл. 3). В самой старшей возрастной когорте диапазон изменчивости  $V_k$  от 3.21 (латыши) до 12.71 (таджики), в самой младшей – от 1.06 (русские) до 10.26 (таджики). Самое резкое снижение  $V_k$  произошло у традиционно христианских этноконфессиональных групп – у славянских народов (в 3–5 раз за 40-летний период), а также у народов Прибалтики, армян, грузин и молдаван (в 2–3 раза), что связано с широким распространением практики планирования семьи и увеличением единообразия репродуктивного поведения. В результате для всех этих групп, кроме сельских молдаван, в младшей возрастной когорте  $V_k < \bar{k}$ . Практически во всех этнических группах падение дисперсии плодовитости более выражено в городском населении, чем в сельском.

Самый сложный характер временной динамики обнаруживает индекс  $I_f$ . У русских, украинцев, белорусов, молдаван и народов Прибалтики индекс  $I_f$  постепенно уменьшался, за исключением некоторого подъема в когортах 1920–1924 и 1925–1929 гг. рождения. Самое значительное падение  $I_f$  выявлено у эстонцев и латышей (за счет резкого уменьшения  $V_k$  на фоне незначительного изменения  $\bar{k}$ ). У народов Закавказья и Средней Азии индекс  $I_f$  сначала падает, но потом возрастает в 2–3-х последних когортах. В результате такой разнонаправленной динамики межэтнические разли-

чия по величине  $I_f$  уменьшились. В самой старшей возрастной когорте диапазон изменчивости  $I_f$  от 0.421 (таджики) до 0.875 (эстонцы); в самой младшей – от 0.211 (туркмены) до 0.451 (армяне). Интенсивность внутригруппового отбора выше в городском населении, чем в сельском (кроме более молодых когорт у славянских народов, молдаван, и народов Прибалтики).

**2002 г.** На основе материалов ВПН-2002 создана база данных по параметрам отбора у 32-х наиболее многочисленных этнических групп РФ – для семи возрастных когорт женщин каждой национальности (годы рождения – от начала XX в. до 1962 г.). Выборочные данные по некоторым национальностям представлены в табл. 4.

Показано, что параметр  $\bar{k}$  за исследованный период непрерывно снижался во всех этнических группах, кроме двух, что свидетельствует о повсеместном распространении практики планирования семьи. В самой старшей возрастной когорте (женщины, родившиеся до 1932 г.) минимальное значение  $\bar{k}$  (1.40) характерно для евреев, максимальное (5.56) – для тувинцев; у русских среднее число потомков (2.09) почти достигало уровня простого воспроизводства (2.1). В самой младшей возрастной когорте (женщины 1958–1962 гг. рождения) минимальное значение  $\bar{k}$  (1.45) снова характерно для евреев, максимальное (3.62) – для ингушей; у русских  $\bar{k} = 1.75$ . Для 7 групп (русские, украинцы, белорусы, карелы, мордва, евреи, татары) этот показатель теперь ниже необходимого даже для простого воспроизводства; для 11 групп (ингуши, чеченцы, тувинцы, народы Дагестана, алтайцы, азербайджанцы, якуты, буряты, кабардинцы, хакасы, казахи) – он свидетельствует о расширенном воспроизводстве; для остальных 14 групп (армяне, башкиры, чувашаи, удмурты, марийцы, немцы, осетины, балкарцы, карачаевцы, черкесы, адыги, коми, коми-пермяки, калмыки) среднее число потомков находится на уровне простого воспроизводства. Расширенный тип воспроизводства в основном представлен народами, относящимися к мусульманской и буддистской конфессиям. Временная динамика параметра  $V_k$  однонаправленна (многократное снижение) во всех этнических группах, кроме евреев. В старшей возрастной когорте его значение варьировало от 1.00 у евреев до 11.65 у ингушей. В младшей возрастной когорте минимальное значение  $V_k$  (0.72) выявлено у мордвы, максимальное (5.93) – у ингушей. Индекс  $I_f$  не имеет выраженной тенденции к снижению (и, напротив, обнаруживает возрастание в отдельные временные периоды) в 15 этнических группах (казахи, чеченцы, ингуши, черкесы, карачаевцы, балкарцы, кабардинцы, дагестанцы, осетины, якуты, буряты, хакасы, калмыки, евреи, карелы). В остальных группах индекс  $I_f$  снижает-

Таблица 4. Параметры дифференциальной плодovitости женщин разных национальностей РФ, рассчитанные по материалам ВПН-2002

Возрастная когорта, лет	Годы рождения женщин	$\bar{k}$	$V_k$	$I_f$	$\bar{k}$	$V_k$	$I_f$	$\bar{k}$	$V_k$	$I_f$
<b>Русские</b>										
40–44	1958–1962	1.755	0.874	0.284	1.847	0.881	0.258	1.791	0.789	0.246
45–49	1953–1957	1.809	0.944	0.289	1.903	0.971	0.268	1.875	0.933	0.265
50–54	1948–1952	1.770	0.964	0.308	1.908	1.040	0.286	1.869	1.036	0.297
55–59	1943–1947	1.719	0.981	0.332	1.883	1.077	0.304	1.910	1.103	0.302
60–64	1938–1942	1.797	1.095	0.339	1.921	1.159	0.314	1.931	1.191	0.319
65–69	1933–1937	1.871	1.278	0.365	2.024	1.389	0.339	2.005	1.386	0.345
>70	до 1932	2.088	2.111	0.484	2.228	2.173	0.438	2.278	2.322	0.448
<b>Чуваши</b>										
40–44	1958–1962	2.052	1.102	0.262	1.885	0.721	0.203	2.003	1.112	0.277
45–49	1953–1957	2.185	1.399	0.293	1.966	0.931	0.241	2.174	1.329	0.281
50–54	1948–1952	2.255	1.750	0.344	2.065	1.221	0.286	2.127	1.465	0.324
55–59	1943–1947	2.378	2.257	0.399	2.195	1.590	0.330	2.121	1.829	0.407
60–64	1938–1942	2.598	2.780	0.412	2.463	2.101	0.346	2.539	2.609	0.405
65–69	1933–1937	2.789	3.603	0.463	2.650	2.749	0.391	2.839	3.416	0.424
>70	до 1932	2.988	5.376	0.602	2.967	4.693	0.533	3.206	4.673	0.455
<b>Осетины</b>										
40–44	1958–1962	2.060	1.482	0.349	2.143	0.991	0.216	1.451	0.983	0.466
45–49	1953–1957	2.199	1.672	0.346	2.139	1.121	0.245	1.399	0.928	0.474
50–54	1948–1952	2.253	1.784	0.352	2.161	1.249	0.268	1.373	0.715	0.379
55–59	1943–1947	2.283	1.878	0.360	2.181	1.461	0.307	1.323	0.773	0.442
60–64	1938–1942	2.339	1.962	0.359	2.321	1.731	0.321	1.345	0.790	0.437
65–69	1933–1937	2.447	2.254	0.376	2.437	1.948	0.328	1.294	0.816	0.487
>70	до 1932	2.727	3.287	0.442	2.570	2.790	0.422	1.401	1.003	0.511
<b>Татары</b>										
40–44	1958–1962	1.888	0.867	0.243	2.125	1.124	0.249	2.441	1.497	0.251
45–49	1953–1957	1.969	1.046	0.270	2.306	1.480	0.278	2.596	2.086	0.310
50–54	1948–1952	2.014	1.267	0.312	2.434	1.969	0.332	2.849	2.972	0.366
<b>Украинцы</b>										
<b>Мордва</b>										
<b>Коми</b>										
<b>Евреи</b>										
<b>Азербайджанцы</b>										
<b>Башкиры</b>										

Таблица 4. Окончание

Возрастная когорта, лет	Годы рождения женщин	$\bar{k}$	$V_k$	$I_f$	$\bar{k}$	$V_k$	$I_f$	$\bar{k}$	$V_k$	$I_f$
55–59	1943–1947	2.071	1.536	0.358	2.599	2.572	0.381	3.007	4.014	0.444
60–64	1938–1942	2.339	2.040	0.373	3.079	3.499	0.369	3.376	5.086	0.446
65–69	1933–1937	2.543	2.576	0.398	3.414	4.494	0.386	3.874	6.010	0.401
>70	до 1932	2.967	4.472	0.508	3.695	6.604	0.484	3.969	6.818	0.433
<b>Казахи</b>										
40–44	1958–1962	2.231	1.541	0.309	2.871	2.296	0.279	3.130	3.233	0.330
45–49	1953–1957	2.550	2.090	0.321	3.195	3.022	0.296	3.469	3.735	0.310
50–54	1948–1952	2.900	2.809	0.334	3.647	4.051	0.305	3.857	4.737	0.318
55–59	1943–1947	3.705	4.933	0.359	3.917	5.099	0.332	4.014	5.740	0.356
60–64	1938–1942	4.548	6.686	0.323	4.273	5.960	0.327	4.195	6.847	0.389
65–69	1933–1937	5.164	8.395	0.315	4.446	6.307	0.319	4.571	8.309	0.398
>70	до 1932	4.901	9.107	0.379	4.057	6.371	0.387	4.607	8.021	0.378
<b>Ингуши</b>										
40–44	1958–1962	3.617	5.932	0.453	2.371	1.721	0.306	2.401	1.902	0.330
45–49	1953–1957	4.038	6.462	0.396	2.487	1.816	0.294	2.624	2.504	0.364
50–54	1948–1952	4.439	7.353	0.373	2.616	2.227	0.325	2.840	3.185	0.395
55–59	1943–1947	4.773	8.928	0.392	2.718	2.394	0.324	2.989	3.855	0.432
60–64	1938–1942	5.234	9.916	0.362	2.972	2.918	0.330	3.571	6.150	0.482
65–69	1933–1937	5.434	11.650	0.395	3.304	3.818	0.350	3.836	6.050	0.441
>70	до 1932	5.020	11.321	0.449	3.420	4.899	0.419	3.943	7.198	0.463
<b>Якуты</b>										
40–44	1958–1962	2.428	2.485	0.422	2.148	1.535	0.333	2.880	2.299	0.277
45–49	1953–1957	2.568	3.119	0.473	2.247	1.775	0.352	3.362	3.183	0.282
50–54	1948–1952	2.600	3.412	0.505	2.287	2.024	0.387	3.739	4.020	0.288
55–59	1943–1947	2.806	3.974	0.505	2.463	2.575	0.424	4.204	5.498	0.311
60–64	1938–1942	3.406	6.075	0.524	3.380	4.067	0.356	4.696	7.356	0.334
65–69	1933–1937	3.990	8.352	0.524	3.971	5.132	0.325	5.157	9.268	0.348
>70	до 1932	4.553	10.313	0.498	4.466	6.466	0.324	5.557	10.759	0.348
<b>Тувинцы</b>										

Примечание: приведены данные для 21 национальности из 32-х, для которых есть данные в переписи.



ся. В старшей возрастной когорте его значение варьировало от 0.324 у карачаевцев и калмыков до 0.602 — у чувашей. В младшей возрастной когорте минимальное значение  $I_f$  (0.203) выявлено у мордвы, максимальное (0.466) — у евреев.

**2010 г.** В материалах ВПН-2010 представлены данные о рождаемости у 47 национальностей РФ. Компонента отбора, обусловленная дифференциальной плодовитостью, рассчитана для семи возрастных когорт женщин каждой национальности (годы рождения — от начала 1940-х гг. до 1970 г.). Выборочные данные по некоторым этническим группам представлены в табл. 5. В 14 этнических группах (русские, украинцы, белорусы, молдаване, грузины, евреи, татары, мордва, карелы, удмурты, чувашаи, адыгейцы, корейцы, греки) среднее число потомков не достигает уровня простого воспроизводства (в ряде групп — за исключением самых старших возрастных когорт). В остальных этнических группах (немцы, марийцы, коми и коми-пермяки, чувашаи, армяне, башкиры, азербайджанцы, узбеки, казахи, таджики, народы Дагестана, чеченцы, ингуши, черкесы, кабардинцы, карачаевцы, балкарцы, турки, алтайцы, тувинцы, калмыки, буряты, якуты, хакасы, корейцы, цыгане) ситуация с рождаемостью более благоприятная и обеспечивает простое и даже расширенное воспроизводство (в ряде случаев — за исключением самых младших возрастных когорт). Временная динамика параметров  $\bar{k}$  и  $V_k$  для всех этнических групп носит однонаправленный характер — демонстрирует тенденцию к уменьшению от старших возрастных когорт к младшим. Динамика индекса  $I_f$  носит более сложный характер. В наиболее многочисленных этнических группах наблюдается тенденция к его уменьшению, но в нескольких группах (чеченцы, ингуши, табасараны, немцы, цыгане, тувинцы) индекс даже возрастает от старших когорт к младшим. Большинство этнических групп (аварцы, лезгины, лакцы, ногайцы, адыгейцы, черкесы, балкарцы, турки, карачаевцы, таджики, осетины, молдаване, коми, якуты, буряты, калмыки, алтайцы, корейцы) не демонстрирует явной тенденции к увеличению или уменьшению индекса  $I_f$  во времени (так, у евреев значения индекса варьируют на уровне 0.4–0.5). Пространственная и временная изменчивость индекса  $I_f$  ограничивается пределами от 0.125 (турки, когорта 1941–1945 гг. рождения) до 0.514 (киргизы, когорта рождения до 1940 г.).

*Компонента отбора, обусловленная  
дифференциальной плодовитостью.  
Межгрупповой отбор*

В масштабах СССР для 15-ти титульных национальностей союзных республик наблюдались значительные, трех–четырёхкратные, межэтни-

ческие различия в среднем числе потомков, при минимальных значениях у русских и латышей, а максимальных — у таджиков и киргизов (табл. 6).

Среднее межгрупповое число потомков ( $\bar{k}$ ) было приблизительно равно 4. Интенсивность межгруппового отбора по плодовитости ( $I'_f$ ) для когорты 1940–1944 гг. рождения сопоставима со значениями внутригруппового отбора. Но в то время как интенсивность внутригруппового отбора ослабевала, межгруппового — непрерывно возрастала в течение полувека (от  $I'_f = 0.102$  для когорт дореволюционных годов рождения до  $I'_f = 0.364$  для когорт, родившихся в 1940-е годы (рис. 1)). Увеличение  $I'_f$  отражало увеличение межэтнических различий в рождаемости ( $V_k$ ), которые имеют недавнее происхождение, поскольку в основном связаны с масштабами распространения мер регулирования рождаемости по мере модернизации репродуктивного поведения.

Картина динамики межгруппового отбора в масштабах современной России резко контрастирует с данными по СССР (табл. 6, рис. 1). Интенсивность межгруппового отбора по данным ВПН-2002 и ВПН-2010 на порядок ниже, чем в масштабах СССР, и постепенно снижается (от  $I'_f = 0.10$  до  $I'_f = 0.03$ ), что обусловлено многократным снижением межгрупповой дисперсии плодовитости. Если в старших возрастных когортах различия между этническими группами в средних значениях числа потомков достигали четырехкратной величины (между евреями и тувинцами), то в младшей когорте максимальные значения  $\bar{k}$  (у цыган или ингушей) превышают минимальное (у евреев) лишь в 2–2.5 раза. Среднее межгрупповое число потомков для народонаселения РФ снизилось почти до 2, то есть до уровня простого воспроизводства.

Межэтнические различия в рождаемости в масштабах СССР и РФ наглядно представлены на рис. 2 и 3. Обращает на себя внимание роль конфессиональных факторов в межэтнической дифференциации по числу потомков: наиболее благоприятная ситуация с рождаемостью у этнических групп, чья культура исторически сложилась на основе мусульманской и буддийской конфессий.

## ОБСУЖДЕНИЕ

### *Временная динамика*

Общепринято представление о глобальной тенденции к релаксации отбора в популяциях человека (Terrenato et al., 1979; Cavalli-Sforza, Bodmer, 2013). Представленные данные показывают, что для населения России это в полной мере справедливо для компоненты отбора, обусловленной диффе-

Таблица 5. Параметры дифференциальной плодovitости женщин разных национальностей РФ, рассчитанные по материалам ВПН-2010

Возрастная когорта, лет	Годы рождения женщин	$\bar{k}$	$V_k$	$I_f$	$\bar{k}$	$V_k$	$I_f$	$\bar{k}$	$V_k$	$I_f$
40–44 45–49 50–54 55–59 60–64 65–69 70 и более	1966–1970 1961–1965 1956–1960 1951–1955 1946–1950 1941–1945 до 1940	<b>Русские</b>			<b>Украинцы</b>			<b>Белорусы</b>		
		1.542	0.772	0.325	1.664	0.774	0.279	1.614	0.744	0.285
		1.675	0.791	0.282	1.776	0.797	0.253	1.736	0.735	0.244
		1.783	0.840	0.264	1.891	0.862	0.241	1.850	0.791	0.231
		1.803	0.895	0.275	1.935	0.912	0.244	1.895	0.873	0.243
		1.743	0.884	0.291	1.906	0.954	0.263	1.874	0.910	0.259
		1.766	0.960	0.308	1.937	1.035	0.276	1.972	1.030	0.265
		1.943	1.412	0.374	2.102	1.460	0.330	2.107	1.453	0.327
		<b>Грузины</b>			<b>Мордва</b>			<b>Коми</b>		
		1.646	0.974	0.360	1.665	0.689	0.248	1.808	0.949	0.290
1.748	1.013	0.332	1.798	0.663	0.205	1.944	0.958	0.254		
1.830	1.121	0.335	1.916	0.760	0.207	2.103	1.113	0.252		
1.852	1.141	0.333	1.996	0.954	0.240	2.192	1.317	0.274		
1.825	1.191	0.358	2.069	1.192	0.278	2.140	1.484	0.324		
1.901	1.297	0.359	2.348	1.687	0.306	2.300	1.978	0.374		
2.072	1.634	0.381	2.785	3.011	0.388	2.932	3.125	0.363		
<b>Цыгане</b>			<b>Осетины</b>			<b>Чуваши</b>				
2.967	3.357	0.381	1.825	1.356	0.407	1.839	0.905	0.268		
3.188	3.493	0.344	1.971	1.349	0.347	1.969	0.926	0.239		
3.467	3.935	0.327	2.089	1.466	0.336	2.136	1.118	0.245		
3.756	4.092	0.290	2.216	1.595	0.325	2.248	1.447	0.286		
4.342	4.718	0.250	2.209	1.674	0.343	2.337	1.784	0.327		
4.568	4.906	0.235	2.321	1.775	0.329	2.563	2.334	0.355		

Таблица 5. Продолжение

Возрастная когорта, лет	Годы рождения женщин	$\bar{k}$	$V_k$	$I_f$	$\bar{k}$	$V_k$	$I_f$	$\bar{k}$	$V_k$	$I_f$
70 и более	до 1940	5.055	5.106	0.200	2.487	2.321	0.375	2.974	3.685	0.417
			<b>Якуты</b>			<b>Армяне</b>			<b>Татары</b>	
40–44	1966–1970	2.286	1.994	0.382	1.985	0.858	0.218	1.732	0.788	0.263
45–49	1961–1965	2.391	2.188	0.383	2.104	0.948	0.214	1.833	0.777	0.231
50–54	1956–1960	2.503	2.519	0.402	2.175	1.032	0.218	1.932	0.869	0.233
55–59	1951–1955	2.604	2.977	0.439	2.197	1.178	0.244	2.012	1.067	0.264
60–64	1946–1950	2.707	3.213	0.439	2.230	1.308	0.263	2.052	1.260	0.299
65–69	1941–1945	2.982	3.611	0.406	2.315	1.504	0.281	2.277	1.708	0.329
70 и более	до 1940	4.074	5.092	0.307	2.533	2.111	0.329	2.758	2.863	0.376
			<b>Азербайджанцы</b>			<b>Узбеки</b>			<b>Таджики</b>	
40–44	1966–1970	2.233	1.073	0.215	2.262	1.565	0.306	2.539	2.130	0.330
45–49	1961–1965	2.343	1.250	0.228	2.399	1.724	0.300	2.596	2.463	0.365
50–54	1956–1960	2.505	1.653	0.263	2.479	1.916	0.312	2.729	2.671	0.359
55–59	1951–1955	2.776	2.343	0.304	2.466	2.343	0.385	2.632	2.693	0.389
60–64	1946–1950	2.891	2.857	0.342	2.310	2.322	0.435	2.496	2.558	0.411
65–69	1941–1945	3.181	3.732	0.369	2.292	2.219	0.422	2.438	2.374	0.399
70 и более	до 1940	3.698	4.707	0.344	2.224	2.319	0.469	2.459	2.760	0.457
			<b>Казахи</b>			<b>Киргизы</b>			<b>Башкиры</b>	
40–44	1966–1970	1.945	1.093	0.289	2.384	1.885	0.332	1.983	1.053	0.268
45–49	1961–1965	2.084	1.201	0.276	2.486	2.177	0.352	2.061	0.992	0.233
50–54	1956–1960	2.358	1.607	0.289	2.478	2.284	0.372	2.194	1.124	0.233
55–59	1951–1955	2.692	2.240	0.309	2.498	2.468	0.396	2.359	1.502	0.270
60–64	1946–1950	3.158	2.966	0.297	2.539	2.601	0.403	2.487	1.964	0.318

Таблица 5. Окончание

Возрастная когорта, лет	Годы рождения женщин	$\bar{k}$	$V_k$	$I_f$	$\bar{k}$	$V_k$	$I_f$	$\bar{k}$	$V_k$	$I_f$
65–69	1941–1945	4.283	4.124	0.225	2.515	3.165	0.500	2.897	2.688	0.320
70 и более	до 1940	5.195	4.487	0.166	2.535	3.301	0.514	3.565	3.971	0.312
<b>Чеченцы</b>										
40–44	1966–1970	2.869	3.217	0.391	2.147	1.377	0.299	2.912	4.174	0.492
45–49	1961–1965	2.995	3.105	0.346	2.283	1.383	0.265	3.247	4.160	0.395
50–54	1956–1960	3.148	3.265	0.329	2.401	1.527	0.265	3.553	4.227	0.335
55–9	1951–1955	3.388	3.660	0.319	2.501	1.835	0.293	3.795	4.347	0.302
60–64	1946–1950	3.746	4.127	0.294	2.637	2.135	0.307	4.045	4.727	0.289
65–69	1941–1945	4.071	4.532	0.273	2.831	2.528	0.315	4.535	4.946	0.240
70 и более	до 1940	4.645	5.164	0.239	3.213	3.413	0.331	4.961	5.235	0.213
<b>Аварцы</b>										
40–44	1966–1970	2.558	1.926	0.294	1.385	0.897	0.468	2.455	1.753	0.291
45–49	1961–1965	2.719	2.113	0.286	1.426	0.838	0.412	2.666	1.969	0.277
50–54	1956–1960	2.933	2.456	0.286	1.453	0.851	0.403	3.057	2.410	0.258
55–59	1951–1955	3.263	3.032	0.285	1.404	0.760	0.385	3.515	3.125	0.253
60–64	1946–1950	3.554	3.532	0.280	1.362	0.726	0.391	3.917	3.518	0.229
65–69	1941–1945	3.826	4.132	0.282	1.324	0.681	0.389	4.481	4.256	0.212
70 и более	до 1940	3.927	4.722	0.306	1.350	0.788	0.432	5.162	4.474	0.168
<b>Буряты</b>										
40–44	1966–1970	2.071	1.437	0.335	1.891	1.174	0.328	1.694	0.835	0.291
45–49	1961–1965	2.263	1.649	0.322	2.012	1.249	0.308	1.758	0.753	0.244
50–54	1956–1960	2.505	2.058	0.328	2.178	1.551	0.327	1.899	0.850	0.236
55–59	1951–1955	2.701	2.570	0.352	2.231	1.694	0.340	1.995	0.888	0.223
60–64	1946–1950	2.871	3.059	0.371	2.288	2.018	0.386	2.037	1.033	0.249
65–69	1941–1945	3.340	3.749	0.336	3.090	3.355	0.351	2.198	1.289	0.267
70 и более	до 1940	3.964	4.482	0.285	4.029	4.005	0.247	3.041	2.758	0.298
<b>Корейцы</b>										
40–44	1966–1970	2.071	1.437	0.335	1.891	1.174	0.328	1.694	0.835	0.291
45–49	1961–1965	2.263	1.649	0.322	2.012	1.249	0.308	1.758	0.753	0.244
50–54	1956–1960	2.505	2.058	0.328	2.178	1.551	0.327	1.899	0.850	0.236
55–59	1951–1955	2.701	2.570	0.352	2.231	1.694	0.340	1.995	0.888	0.223
60–64	1946–1950	2.871	3.059	0.371	2.288	2.018	0.386	2.037	1.033	0.249
65–69	1941–1945	3.340	3.749	0.336	3.090	3.355	0.351	2.198	1.289	0.267
70 и более	до 1940	3.964	4.482	0.285	4.029	4.005	0.247	3.041	2.758	0.298

Примечание: приведены данные для 27 национальностей из 47, для которых есть данные в переписи.

**Таблица 6.** Динамика параметров межгруппового отбора, обусловленного дифференциальной плодовитостью этнических групп СССР (рассчитано по данным ВПН-1989) и России (рассчитано по данным ВПН-2002 и ВПН-2010)

Возрастная когорта, лет	Годы рождения женщин	$\bar{k}_{\min}$	$\bar{k}_{\max}$	$\bar{k}$	$V_{\bar{k}}$	$I_f'$
		1989				
40–44	1945–1949	1.744 (русские)	6.936 (таджики)	3.500	3.932	0.321
45–49	1940–1944	1.707 (латыши)	7.507 (таджики)	3.894	5.513	0.364
50–54	1935–1939	1.692 (латыши)	7.580 (таджики)	4.054	5.915	0.360
55–59	1930–1934	1.632 (латыши)	7.345 (киргизы)	4.040	5.446	0.334
60–64	1925–1929	1.610 (латыши)	6.742 (таджики)	3.844	4.034	0.273
65–69	1920–1924	1.732 (латыши)	5.997 (таджики)	3.609	2.572	0.198
>70	до 1919	1.931 (латыши)	5.495 (таджики)	3.629	1.338	0.102
<b>2002</b>						
40–44	1958–1962	1.451 (евреи)	3.617 (ингуши)	2.229	0.176	0.035
45–49	1953–1957	1.399 (евреи)	4.038 (ингуши)	2.388	0.274	0.048
50–54	1948–1952	1.373 (евреи)	4.439 (ингуши)	2.506	0.416	0.066
55–59	1943–1947	1.323 (евреи)	4.773 (ингуши)	2.647	0.580	0.083
60–64	1938–1942	1.345 (евреи)	5.234 (ингуши)	3.005	0.803	0.089
65–69	1933–1937	1.294 (евреи)	5.434 (ингуши)	3.288	1.005	0.093
>70	до 1932	1.401 (евреи)	5.557 (тувинцы)	3.459	0.884	0.074
<b>2010</b>						
40–44	1966–1970	1.385 (евреи)	2.967 (цыгане)	2.093	0.147	0.033
45–49	1961–1965	1.426 (евреи)	3.247 (ингуши)	2.234	0.171	0.034
50–54	1956–1960	1.453 (евреи)	3.553 (ингуши)	2.403	0.235	0.041
55–59	1951–1955	1.404 (евреи)	4.212 (табасараны)	2.565	0.379	0.058
60–64	1946–1950	1.362 (евреи)	4.907 (турки)	2.713	0.642	0.087
65–69	1941–1945	1.324 (евреи)	5.654 (турки)	2.985	0.915	0.103
>70	до 1940	1.350 (евреи)	5.817 (турки)	3.404	1.069	0.092

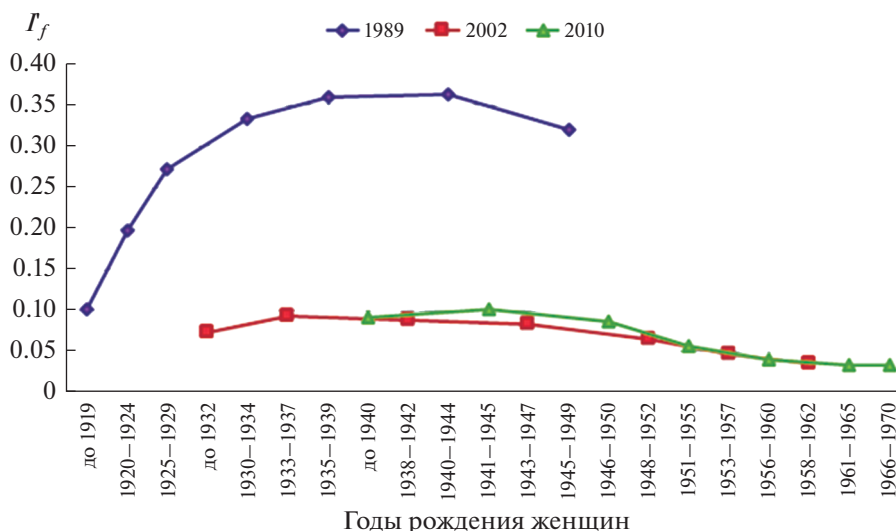
Примечание:  $\bar{k}_{\min}$  – минимальное число потомков,  $\bar{k}_{\max}$  – максимальное число потомков,  $\bar{k}$  – среднее число потомков по всем этническим группам,  $V_{\bar{k}}$  – межгрупповая дисперсия плодовитости,  $I_f'$  – интенсивность межгруппового отбора, обусловленного дифференциальной плодовитостью.

ренциальной смертностью. Показано, что компонента отбора  $I_m$  в народонаселении СССР, а позже России на протяжении жизни последних 4-х поколений снизилась на порядок в основном за счет снижения детской смертности, благодаря успехам здравоохранения и социального прогресса. Значение компоненты  $I_m$  в РФ к 2020 г. почти достигло минимально возможных значений (0.01) (см. табл. 2). Динамика компоненты  $I_f$  имеет выраженную межэтническую специфику: у большинства этнических групп индекс  $I_f$  уменьшается или колеблется в диапазоне от 0.2 до 0.4 (значение, близкое к среднемировому), но в нескольких группах он даже имеет тенденцию к росту. Общей тенденцией является уменьшение числа потомков и его дисперсии. Таким образом, в современном населении России, как и всех развитых стран, отбор осуществляется в основном за счет дифференци-

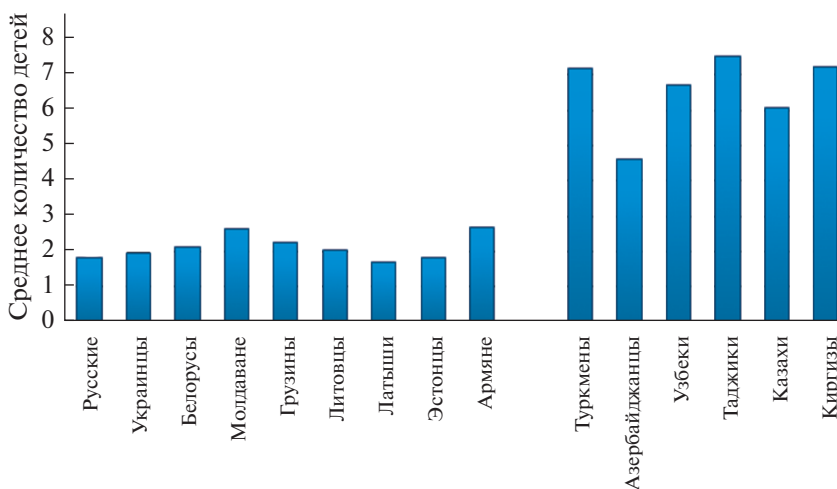
альной плодовитости (вклад  $I_m$  в тотальный отбор менее 10%).

Однако не следует забывать об элиминирующем отборе на пренатальных стадиях онтогенеза, интенсивность которого намного выше, чем на постнатальных стадиях: не менее 50–60% оплодотворенных яйцеклеток гибнет до имплантации в матку или на ранних постимплантационных стадиях; от 15 до 20% беременностей заканчиваются спонтанными абортми (Дурнев и др., 2013). Особенно важно то обстоятельство, что значительная часть этих потерь генетически обусловлена (в 90% случаев – геномными мутациями).

**Основным предсказуемым следствием снижения интенсивности отбора является рост генетического груза популяции, в первую очередь – увеличение частот заболеваний с аутосомно-доминантным типом наследования (Bodmer, Cavalli-Sforza, 1976), а**



**Рис. 1.** Динамика интенсивности межгруппового отбора, обусловленного дифференциальной плодовитостью этнических групп ( $I_f$ ), в масштабах СССР (рассчитано по материалам ВПН-1989) и в масштабе современной России (рассчитано по материалам ВПН-2002 и ВПН-2010).

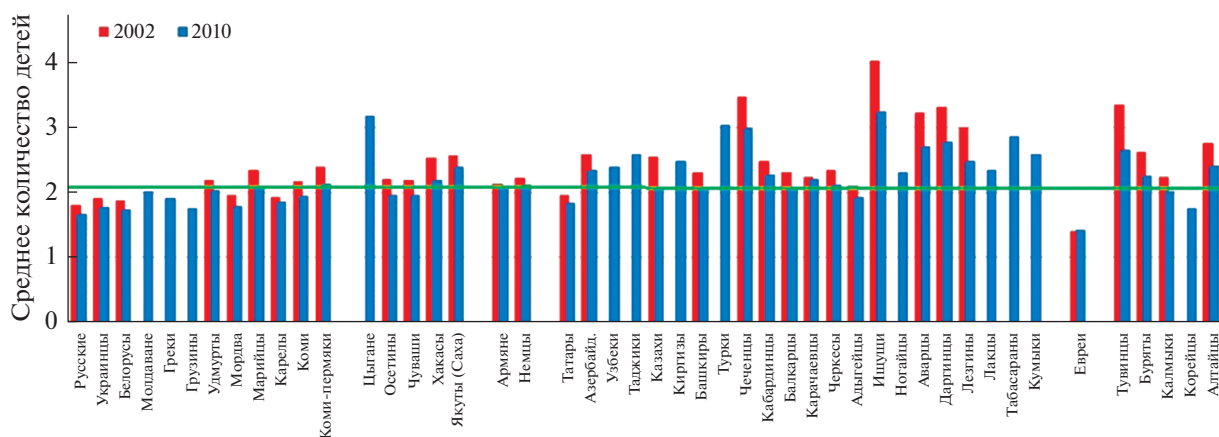


**Рис. 2.** Среднее число потомков у женщин титульных национальностей союзных республик СССР (рассчитано по материалам ВПН-1989 для когорты женщин 1940–1944 г. рождения).

также дефектов мультифакториальной этиологии, нарушающих функции иммунной системы, зрительного и слухового анализаторов (Генетика человека..., 2013). Релаксация стабилизирующего отбора по антропометрическим признакам в неонатальном периоде вызовет увеличение их генотипической дисперсии (Курбатова и др., 1991; Курбатова, 2003; Terrenato et al., 1981). К так называемым **дисгенным эффектам медицины** могут приводить многие ее достижения (вакцинация, применение антибиотиков, инсулина, специальных диет, успехи детской сердечно-сосудистой и челюстно-лицевой хирургии), повышающие приспособленность

генотипов, которые были бы элиминированы в условиях более жесткой среды, обуславливающей высокую интенсивность отбора.

В условиях релаксации естественного отбора особенно актуальным становится развитие предиктивной медицины и широкое внедрение методов медико-генетического консультирования и вспомогательных репродуктивных технологий, в частности, пренатальной и доимплантационной диагностики наследственных дефектов, позволяющих предотвратить рождение больного ребенка и снизить частоту аномальных генов в популяции.



**Рис. 3.** Среднее число потомков у женщин наиболее многочисленных этнических групп РФ (рассчитано по материалам ВПН-2002 и ВПН-2010 для когорт женщин 1953–1957 и 1961–1965 гг. рождения соответственно). Жирной горизонтальной чертой обозначен уровень итоговой рождаемости, необходимый для обеспечения простого воспроизводства (в среднем 2.1 потомка на одну женщину).

### *Межгрупповой отбор*

Современная демографическая картина мира характеризуется выраженными межрегиональными, межэтническими и межпопуляционными различиями в темпах естественного прироста, которые могут рассматриваться в терминах межгруппового отбора (Курбатова, Победоносцева, 2004; Курбатова и др., 2007). Межрегиональная дифференциация складывается из различий в до-репродуктивной смертности и плодовитости под воздействием ряда социальных и экологических факторов. Межэтническая дифференциация по темпам естественного прироста в пределах одного региона или даже города обусловлена в основном различиями в плодовитости этноконфессиональных групп населения, связанными с особенностями их репродуктивного поведения (возраст вступления в брак, уровень брачности и разводности, потребность в детях), которые зависят от культурных и религиозных традиций, экономических факторов, уровня женского образования (Курбатова, 1991; Курбатова, Победоносцева, 2017). Для городских популяций развитых стран, практикующих регулирование рождаемости, в настоящее время характерна однодетная семья. В то же время в крупных городах Европы и Америки в результате притока мигрантов из развивающихся стран Азии и Африки сформировались значительные мусульманские общины, соблюдающие религиозные запреты в отношении контрацепции и аборт и имеющие в среднем по 4–6 детей. В Северной Америке наблюдаются выраженные различия в рождаемости между группами населения европейского, латиноамериканского, африканского, азиатского и местного происхождения. “Миро-

выми рекордсменами” по средней плодовитости в XX в. были представители христианских протестантских сект (гуттериты, мормоны) США и Канады (в среднем 8–10 живорождений). Таким образом, различия в средней плодовитости групп населения даже в пределах одной страны могут достигать 10-кратных размеров.

В человеческой истории имеется ряд интересных примеров эффектов межгруппового отбора, которые иногда приводили даже к важным политическим последствиям. Так, в Южно-Африканской республике неравномерный естественный прирост разных пластов населения (африканского происхождения, британских колонистов, буров) стал одним из аргументов для обоснования политики апартеида. В Бельгии на протяжении всего XX в. фламандцы заметно опережали по естественному приросту валлонов, что вызывало озабоченность франкоязычной прессы. Наиболее яркий пример такого демографического соревнования – так называемая война колыбелей между франкоязычными католиками и англоязычными протестантами в процессе заселения восточных провинций Канады, в ходе которой первые достигли мирового рекорда плодовитости (10.4 потомков в среднем на брак, заключенный в 1930-е гг.) (Gomila, 1975). В период 1680–1760 гг. популяция франкоканадцев удваивалась каждые 30 лет, а после английского завоевания – каждые 25 лет. Чрезвычайно высокая плодовитость франкоканадцев способствовала тому, что они сохранили себя как группу в культурном и биологическом отношении и не растворились в среде более многочисленных иноязычных мигрантов.

Согласно американскому философу Сэмюэлу Хантингтону (2003), для мира в целом определяющей демографической тенденцией будет дифференциальный естественный прирост населения отдельных культурно-религиозных макрорегионов — “цивилизаций” или “цивилизационных комплексов”. Демографическая служба ООН прогнозирует к 2050 г. увеличение удельного веса мусульманской и африканской цивилизаций на фоне сокращения конфуцианско-буддийской и христианской. При этом уменьшится в полтора раза и составит к середине XXI в. 8.9% доля населения стран с господствующей западнохристианской традицией, а демографический потенциал восточнохристианской цивилизации сократится в 2 раза и составит всего лишь 2.2% (цит. по Белокреницкий, 1999).

Приведенные примеры показывают, что динамика этнического состава населения стран, регионов и отдельных мегаполисов может быть обусловлена не только миграционными процессами, но и дифференциальным естественным приростом этноконфессиональных групп.

Значительные межэтнические различия по показателям естественного прироста были характерны и для населения бывшего СССР, а в настоящее время сохраняются в многонациональном населении РФ и ее мегаполисов (Курбатова, Победоносцева, 2004, 2017). Важным демографическим следствием является изменение национального состава популяции (Курбатова и др., 2002; Курбатова, Победоносцева, 2004). Прогноз динамики этноконфессионального состава населения РФ предполагает, что при сохранении современных различий в темпах естественного и миграционного приростов доля русских, а также евреев, немцев, народов Прибалтики будет сокращаться, а представительство народов Кавказа и Средней Азии заметно увеличиваться (см. Курбатова, Победоносцева, 2004). При этом существенно изменится соотношение христианской и мусульманской общин.

Показано, что в масштабах СССР на протяжении всего XX в. интенсивность межгруппового отбора ( $I_f'$ ), в отличие от внутригруппового, возросла и в городских популяциях была выше, чем в сельских. В масштабах современной России межэтническая дифференциация показателей рождаемости и, соответственно, величина  $I_f'$ , значительно меньше и имеют тенденцию к уменьшению, что обусловлено разными темпами модернизации репродуктивного поведения этноконфессиональных групп и отражает разные этапы “демографического перехода”.

Следует еще раз отметить, что выявленная дифференциация этнических групп по уровням естественного прироста отражает не различия в их биологической приспособленности, а влияние социокультурных и демографических факторов. Но какими бы причинами ни была обусловлена динамика этнического состава, ее наличие приводит и к динамике генофонда популяции — изменению в последующих поколениях частот тех генных маркеров, распределение которых имеет выраженную этнотерриториальную специфику. В ряде исследований уже давно предсказано влияние межгруппового отбора на мировое распределение частот генов систем групп крови ABO и Rhesus и некоторых других маркеров (Thompson, 1972; Cavalli-Sforza, Bodmer, 2013). При этом кардинальное отличие межгруппового отбора от внутригруппового состоит в том, что прогнозируемое изменение частоты какого-либо аллеля никак не связано с его селективной ценностью.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Эта статья — дань уважения и памяти Елене Юрьевне Победоносцевой, ушедшей из жизни в январе 2022 года. Елена Юрьевна работала под руководством Ю.П. Алтухова в лаборатории популяционной генетики ИОГен РАН со времени ее основания, почти 50 лет, ее вклад в разработку проблем демографической генетики не оценим.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование проведено в рамках темы государственного задания ИОГен РАН № 0112-2019-0001 “Генетические исследования и генетический полиморфизм клетки, организма и популяции”.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Статья не содержит исследований с участием живых организмов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 431 с.
- Белокреницкий В.Я. Население мира: Что впереди? Геодемография и геополитика будущего века // Независимая газета. НГ Сценарии. 1999. № 7. С. 5.
- Генетика человека по Фогелю и Мотулски. Проблемы и подходы / Ред. М.Р. Спейчер, С.Е. Антонаракис, А.Г. Мотулски; пер. с англ А.Ш. Латыпов [и др.];



- научн. ред. В.С. Баранов, ред. Т.К. Кашеева, Т.В. Кузнецова. 4-е изд. СПб.: Изд-во Н—Л, 2013. 1056 с.
- Дурнев А.Д., Жанатаев А.К., Шредер О.В., Середина В.С.* Генотоксические поражения и болезни // Мол. медицина. 2013. № 3. С. 3–19.
- Курбатова О.Л.* Генетико-демографический анализ межэтнических различий репродуктивного поведения // Тр. IV Всесоюз. школы-семинара “Демографическая политика и программа развития народонаселения в условиях суверенитета республик / Ред. Дж. Байрамов, Р.В. Татевосов. Ашхабад: Общество “Знание” Туркменистана, 1991. 22 с.
- Курбатова О.Л.* Концепция адаптивной нормы и ее значение для антропогенетики // Горизонты антропологии / Тр. Междунар. науч. конф. памяти акад. В.П. Алексеева. М.: Наука, 2003. С. 464–474.
- Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю.* Урбанизированные популяции // Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях. Гл. 5.2. / Ред. Алтухов Ю.П. М.: Наука, 2004. С. 433–516.
- Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю.* Временная динамика показателей естественного воспроизводства и параметров отбора в этнических группах России // Вестн. новых мед. технол. 2009. Т. XVI. № 1 / Мат. XVII Междунар. конф. и дискуссионного научного клуба “Новые информационные технологии в медицине, биологии, фармакологии и экологии” Украина, Крым, Ялта–Гурзуф, 31 мая–9 июня 2009 г. М., 2009. С. 31–33.
- Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю.* Изменчивость параметров естественного воспроизводства и индексов Кроу в этнических группах двух крупнейших мегаполисов России // Генетика. 2017. Т. 53. № 11. С. 1349–1359.
- Курбатова О.Л., Ботвиньев О.К., Алтухов Ю.П.* Адаптивная норма и стабилизирующий отбор по антропометрическим признакам при рождении // Генетика. 1991. Т. 27. № 7. С. 1229–1240.
- Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю., Свежинский Е.А.* Влияние этноконфессиональных факторов на динамику генофонда населения Москвы // Мусульмане изменяющейся России. М.: Рос. политическая энциклопедия (РОССПЭН), 2002. С. 142–172.
- Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю., Привалова В.А.* Демографическая генетика мегапопуляций: изменчивость параметров отбора // Человек в природной и культурной среде / Тр. Третьих антропологических чтений к 75-летию со дня рождения академика В.П. Алексеева. М.: Наука, 2007. С. 277–288.
- Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю., Гургенова Ф.Р., Булаева К.Б.* Изменчивость параметров естественного воспроизводства и индекса Кроу в этнических группах Республики Дагестан // Генетика. 2012. Т. 48. № 10. С. 1221–1227.
- Пузырев В.П., Эрдыниева Л.С., Кучер А.Н., Назаренко Л.П.* Генетико-эпидемиологическое исследование населения Тувы. Томск: РАМН, 1999. 256 с.
- Рашин А.Г.* Население России за 100 лет (1811–1913 гг.). Статистические очерки. М.: Госстатиздат, 1956. 352 с.
- Спицын В.А., Агапова Р.К., Спицына Н.Х.* Особенности действия максимально возможного потенциального отбора в мировом народонаселении. Новые данные о структуре отбора в СНГ // Генетика. 1994. Т. 30. № 1. С. 115–118.
- Спицына Н.Х.* Проблемы исторической генетики. М.: РАН, 1993. 236 с.
- Спицына Н.Х.* Демографический переход в России: антропогенетический анализ. М.: Наука, 2006. 212 с.
- Таблицы смертности и ожидаемой продолжительности жизни населения. М.: Госкомитет СССР по статистике. 1989. 302 с.
- Тимаков В.В., Курбатова О.Л.* Значение индексов потенциального отбора для населения СССР // Генетика. 1991. Т. 27. № 5. С. 928–937.
- Хантингтон С.* Столкновение цивилизаций / Пер. с англ. Велимеева Т., Новикова Ю. М.: АСТ, 2003. 603 с.
- Bodmer W.F., Cavalli-Sforza L.L.* Genetics, evolution and man. San Francisco: Freeman, 1976. 782 p.
- Cavalli-Sforza L.L., Bodmer W.F.* The genetics of human populations. New York: Dover publications, 2013. 992 p.
- Crow J.F.* Some possibilities for measuring selection intensities in man // Hum. Biol. 1958. V. 30. P. 1–13.
- Gomila J.* Fertility differentials and their significance for human evolution // The role of natural selection in human evolution / Ed. F.M. Salzano. Amsterdam: North-Holland Publ. Co, 1975. P. 173–183.
- Kurbatova O.L., Pobedonostseva E.Yu., Privalova V.A.* Strategies of adaptation: interpopulation selection differentials // J. Physiol. Anthropol. Appl. Human Sci. 2005. V. 24. P. 363–365.
- Spuhler J.H.* The maximum opportunity for natural selection in some human populations // Demographic Anthropology / Ed. E. Zubrow. Albuquerque: University of New Mexico Press, 1976. P. 185–226.
- Thompson E.* Rates of change of world ABO blood group frequencies // Ann. Hum. Genet. 1972. V. 35. № 3. P. 357–361.
- Terrenato L., Ulizzi L., San Martin A.* The effects of demographic transition on the opportunity for selection: changes during last century in Italy // Ann. Hum. Genet. Lond., 1979. № 42. P. 391–399.
- Terrenato L., Gravina M.F., Ulizzi L.* Natural selection associated with birth weight. 1. Selection intensity and selective deaths from birth to one month of life // Ann. Hum. Genet. 1981. V. 45. P. 55–63.
- [https://gks.ru/free\\_doc/new\\_site/perepis2010/croc/perepis\\_itogi1612.htm](https://gks.ru/free_doc/new_site/perepis2010/croc/perepis_itogi1612.htm) (сайт Всероссийской переписи населения) <https://rosstat.gov.ru/> (официальный сайт Росстата)

## Genetic-Demographic Analysis of Differential Mortality and Differential Fertility as Components of Natural Selection (Based on Russia's Population Census Materials)

A. S. Gracheva<sup>a, \*</sup>, **E. Yu. Pobedonostseva<sup>a</sup>**, I. G. Udina<sup>a</sup>, and O. L. Kurbatova<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

\*e-mail: palesa@yandex.ru

On the basis of demographic statistics from Rosstat Agency and population censuses, a statistical analysis of the temporal and interethnic variability of natural reproduction indicators and selection parameters (Crow's indices) in the population of the USSR and the Russian Federation was carried out. A multiple decrease over a hundred-year period of the selection component due to differential mortality (index  $I_m$ ) was shown. Significant temporal dynamics of the selection component due to differential fertility (index  $I_f$ ) was revealed, and fundamental differences in the nature of this dynamics in different ethnic groups were demonstrated: in several groups, relaxation of this selection component is observed, in most groups, the dynamics is absent or even the index  $I_f$  increases over time. It is shown that the intensity of intergroup selection, based on interethnic differences in fertility, on the scale of the USSR increased over half a century and was an order of magnitude higher than on the scale of modern Russia. The genetic-demographic consequences of the revealed trends are discussed.

*Keywords:* differential mortality, differential fertility, Crow's indices, intragroup selection, intergroup selection, temporal dynamics, ethnic groups, population censuses, Russia, USSR