

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ХЕРСОНСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
ФАКУЛЬТЕТ БІОЛОГІЇ, ГЕОГРАФІЇ ТА ЕКОЛОГІЇ
КАФЕДРА БІОЛОГІЇ ЛЮДИНИ ТА ІМУНОЛОГІЇ

**ВИКОРИСТАННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ ГЕНЕТИКО-
ДЕМОГРАФІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ НА УРОКАХ БІОЛОГІЇ
У ПРОФІЛЬНИХ КЛАСАХ ЛІЦЕЮ**

Кваліфікаційна робота
на здобуття ступеня вищої освіти «бакалавр»

Виконала: студентка IV курсу 412-з групи
Спеціальності 014.05 Середня освіта. Біологія

Освітньо-професійної програми «Біологія»

Коржинська Анастасія

Керівник: доцент Лановенко О. Г.

Рецензент: Ігнатюк Л.М. – вчитель-методист,
народний вчитель України, завідувач
кафедри природознавства та фізичного розвитку
Херсонського академічного ліцею ім. О.В.
Мішукова

Херсон – 2021

ЗМІСТ

ВСТУП	3
РОЗДІЛ 1. Фактори динаміки генетико-демографічної структури міської популяції	6
1.1. Природний добір	6
1.2. Генетично ефективна чисельність та статеві-вікова структура популяції	7
1.3. Шлюбно- міграційні процеси та асортативність шлюбів	10
1.4. Інбридинг та аутбридинг	13
РОЗДІЛ 2. Динаміка генетико-демографічної структури херсонської популяції	18
2.1. Матеріал і методика дослідження.....	18
2. 2. Динаміка генетико-демографічної структури херсонської популяції під впливом шлюбно-міграційних процесів.....	20
2.3. Просторово-територіальна підрозділеність херсонської популяції..	29
2.4. Визначення напрямку потоку генів у херсонській популяції та його генетичні наслідки	30
РОЗДІЛ 3. Використання результатів генетико-демографічного дослідження на уроках біології у профільних класах	
3.1. Методика вивчення генетики популяцій людини в шкільному курсі біології	33
3.2. Інноваційна технологія навчання на уроках генетики.....	35
3.3. Використання тестових завдань і генетичних задач із популяційної генетики як засіб ефективного контролю знань учнів	39
ВИСНОВКИ	43
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	45

ВСТУП

Задача школи полягає не тільки в тому, щоб сформувати певний обсяг знань, а й допомогти учням набути навичок наукового аналізу, осмислити значимість сучасних процесів, що відбуваються [13].

Під час вивчення популяційної генетики в старших класах школи учні недостатньо розуміють теоретичний матеріал і практичну значущість головних понять. Розв'язання задач з даної теми є поверхневими, формальними, школярі недостатньо орієнтуються та оперують отриманими знаннями. Причиною формального засвоєння знань є відсутність розгляду сучасних тенденцій динаміки генетичної структури на прикладі місцевої популяції, яка може викликати пізнавальний інтерес. Іншою причиною виникнення такої ситуації є брак годин, що виділяються на вивчення генетики. Тому використання на уроках біології результатів проведених генетико-демографічних досліджень міської херсонської популяції є корисним елементом залучення школярів старших класів у процес пізнання популяційної генетики та мікроеволюції, що мотивує зацікавлення в навчанні, вивчення історико-краєзнавчих, демографічних і генетичних аспектів формування урбанізованих людських популяцій півдня України.

Дослідження проведене в рамках вузівської наукової теми: "Аналіз поширеності вроджених вад розвитку та репродуктивних втрат у міських і сільських популяціях із різною генетико-демографічною структурою", зареєстрованої в УкрНТЕІ (державний реєстраційний № 0119U103847).

Генетичне вивчення популяцій людини протягом десятиліть привертає увагу багатьох дослідників, серед яких найвизначнішими представниками вітчизняної та світової біології є Ю.П. Алтухов, Ю.Г. Ричков, L.L. Cavalli-Sforza, W.Bodmer [1,24]. Аналіз динаміки генетико-демографічних процесів займає особливе місце при проведенні

досліджень в області генетики людини та медичної генетики, скільки дозволяє оцінити вплив факторів популяційної динаміки на формування генетичного поліморфізму людських популяцій та виявити механізми, що визначають особливості поширення алелей і генотипів за селективно-нейтральними та функціонально значимими варіантами генів (у тому числі тими, що визначають схильність до мультифакторіальних і розвиток моногенних захворювань) [33].

Дослідження генетико-демографічної структури українських популяцій розпочалися в 90-х роках минулого століття. Перші відомості про генетико-демографічну структуру харківської популяції отримані Л.О.Атраментовою [2], пізніше – популяцій Донецька, Полтави (Л.О.Атраментова, О.В.Филипцова) [2]. Згодом О.І. Тимченко показана динаміка генетико-демографічних процесів у мегаполісі Києва [19].

Дослідження, присвячені вивченню особливостей генетико-демографічних процесів у популяціях півдня України, є фрагментарними та поодинокими. Оскільки демографічна ситуація у Херсоні та Херсонській області характеризується відносно швидкими темпами депопуляції та може суттєво вплинути на її генетико-популяційну структуру та репродуктивний потенціал, вкрай необхідним є вивчення цих процесів та їх генетичних наслідків [29].

Мета дослідження - аналіз динаміки основних параметрів генетико-демографічної структури херсонської міської популяції в умовах скорочення її постійного населення та використання результатів проведеного дослідження на уроках біології при вивченні розділу “Популяційна генетика” (10 клас).

Досягнення цієї мети передбачає вирішення наступних **завдань**:

1. Визначити та охарактеризувати фактори зміни генетико-демографічної структури популяцій, що впливають на їх генетичну структуру.

2. Проаналізувати динаміку параметрів генетико-демографічної структури херсонської популяції під впливом шлюбно-міграційних процесів.
3. Визначити напрямок потоку генів між сторожилами та мігрантами в херсонській популяції та його наслідки для генофонду.
4. Охарактеризувати просторово-територіальну підрозділеність херсонської популяції.
5. Запропонувати елементи інноваційної технології навчання на уроках біології при вивченні розділу “Популяційна генетика”.

Об’єкт дослідження – параметри генетико-демографічної структури міської херсонської популяції і методи їх використання на шкільних уроках біології (розділ “Популяційна генетика” (10 клас).

Предмет дослідження – динаміка основних параметрів генетико-демографічної структури урбанізованої популяції за період зміни поколінь в умовах її скорочення.

Методи дослідження:

- *аналіз* (наукових публікацій з даної теми);
- *порівняння* (генетико-демографічних параметрів херсонської популяції у динаміці за періоди зміни поколінь);
- *узагальнення* (одержаних результатів);
- *популяційно-генетичний аналіз* (тенденцій розвитку міської популяції).

Практичне значення одержаних результатів. Знання особливостей генетико-демографічної структури урбанізованої херсонської популяції необхідна для проведення генетичного стеження та прогнозування, визначення груп ризику для медико-генетичного консультування та прогнозу обсягу медичної допомоги міському населенню. Результати дослідження можуть бути використані в шкільному навчальному процесі при викладанні розділу біології “Популяційна генетика” (10 клас).

РОЗДІЛ 1. ФАКТОРИ ДИНАМІКИ ГЕНЕТИКО- ДЕМОГРАФІЧНОЇ СТРУКТУРИ МІСЬКОЇ ПОПУЛЯЦІЇ

Рівноважний стан людських популяцій зазвичай визначають за відносною стабільністю їхніх генетико-демографічних характеристик. Такі популяції досягли максимальної адаптації на попередніх етапах еволюції і мають динамічну рівновагу із середовищем. Усі адаптації до певного середовища, з яким кожна популяція стикалася в минулому, є «записаною» в її генетичній структурі, що є запасом її генетичної міцності в умовах мінливості такого середовища [1,29]. Факторами зміни генетико-демографічної структури популяції, які впливають на динаміку її популяційно-генетичної структури, є дія природного добору, міграційні процеси, зміна генетично ефективної чисельності, статевовікової структури, дія випадкового інбридингу та аутбридингу.

1.1. Природний добір

Природний добір викликає адаптивні зміни в популяційній генетичній структурі, що є результатом відносних внесків різних генотипів з репродуктивної частини популяції в генофонд наступного покоління за рахунок їх диференційного відтворення або виживання. Під тиском природного добору в рівноважному стані середня пристосованість популяції завжди зростає до максимального значення [1].

Пристосованість індивідуумів розраховується за формулою:

$$W = k \times v,$$

де N_t - чисельність осіб репродуктивного віку в поколінні t ;

k і v - їх плодючість і життєздатність відповідно.

Тоді приріст чисельності популяції за покоління N_t дорівнюватиме:

$$N_t = N_{t+1} - N_t = (W - 1) \times N_t.$$

Звідси $N_t = W_t \times N_0$. Тоді $W_t = N_t : N_0$. [1]

Отже сучасна пристосованість популяції дорівнює співвідношенню її чисельності в наступному і попередньому поколіннях (при фіксованому стані геному та при стабільному середовищі). При $W > 1$ чисельність популяції зростає, при $W < 1$ - зменшується, при $W = 1$ - не змінюється. Тому для компенсації генетичного тягаря кожна популяція повинна характеризуватися стабільною чисельністю та надлишковою плодючістю [1].

Зміна в часі деяких параметрів генетико-демографічної структури (генетично ефективної чисельності, інтенсивності шлюбної міграції, репродуктивних характеристик) призводить до зміни генетичної структури популяцій та їх адаптованості до умов середовища [6].

1.2. Генетично ефективна чисельність та статеві-вікова структура популяції

Генетично ефективна чисельність популяцій людини розраховується за кількістю осіб репродуктивного віку, потенційно здатних давати потомство. Численними популяційно-генетичними дослідженнями доведено існування зв'язку між екзогамією і розміром популяції. Так, шлюбна екзогамія нижче в популяціях середнього розміру в порівнянні з популяціями меншого і більшого розміру. Отже, граничні розміри популяції несприятливі для її адаптаційних можливостей, тому має існувати певний оптимум ефективної чисельності [1,5].

За результатами дослідження динаміки чисельності постійного населення міста Херсона встановлено, що його скорочення, триваюче протягом останніх 25 років, обумовлено стабільно високими негативними показниками природного та механічного приросту. У 1995 році коефіцієнт природного приросту був негативним, а чисельність населення збільшувалася завдяки потенціалу демографічного зростання (на 1,62 та 2,8% відповідно), накопиченому в порівняно молодій віковій групі. Тільки коли цей потенціал був вичерпаний (у 2001 році), показники народжуваності виявилися нижче рівня смертності (і в

міських, і в сільських популяціях Херсонської області), що призвело (за відсутності компенсаторного міграційного приросту) до істотного скорочення чисельності населення регіону (за період 2001-2012 рр. на 8,04%) [14].

Скорочення чисельності популяції за період зміни поколінь може призвести до зниження її пристосованості, і, відповідно, до підвищення величини генетичного тягаря [16].

Статеві-вікова структура населення Херсонщини формується під впливом природного та міграційного руху. Звуження масштабів природного відтворення та міграційного приросту населення регіону зумовили зміни в його статеві-віковій структурі (табл.1.1).

Таблиця 1.1

Статеві-вікова структура населення міста Херсона (% від загальної чисельності на 01.01. поточного року)

Вік	Роки									
	2008		2009		2010		2011		2020	
	чол.	жін.	чол.	жін.	чол.	жін.	чол.	жін.	чол.	жін.
Населення міста Херсона										
0-4	4,9	4,1	4,7	3,9	4,7	3,9	4,6	3,8	4,5	3,7
5	1,2	1,0	1,1	0,9	1,0	0,8	1,0	0,8	1,1	0,8
6	1,4	1,2	1,3	1,1	1,1	0,9	1,0	0,8	1,0	0,8
7-15	15,3	12,9	15,1	12,7	14,7	12,3	14,1	11,8	13,5	11,2
16	1,6	1,4	1,6	1,4	1,7	1,4	1,8	1,5	1,8	1,5
17	1,6	1,4	1,6	1,4	1,6	1,4	1,7	1,7	1,8	1,6
0-17	26,0	22,0	25,4	21,4	24,7	20,8	24,2	20,2	23,6	19,6
працездатний	65,6	54,0	65,6	54,7	65,8	55,8	66,2	56,9	66,7	57,8
Старший за працездатний	11,6	26,8	12,2	26,7	12,7	26,3	13,1	25,9	13,3	25,7

Протягом 2012-2020 років коефіцієнт народжуваності в регіоні знизився з 16,2 до 7,8 ‰, у міських поселеннях - з 16,3 до 8,3 ‰, у

сільській місцевості - з 16,0 до 9,4 ‰. Зменшення народжуваності протягом цього періоду сягнуло 0,48% (міського - 0,38, сільського - 0,27 ‰). Показник смертності населення збільшився на 34,2 ‰, а коефіцієнт смертності підвищився з 9,0 до 15,3 ‰. В урбанізованій популяції Херсона спостерігається перевага осіб пострепродуктивного віку та зменшення частки осіб дорепродуктивного віку. Деформація вікової структури характерна для старіючого населення. Міські популяції характеризуються відтворенням звуженого типу, де зростання чисельності населення відбувається в основному за рахунок мігрантів з навколишніх областей та інших регіонів [30].

Важливими для подальшого відтворення популяції є розміри групи населення у віці, сприятливому для народження дитини (20-34 років) – 20,27 ‰. Частка населення у віці 60 і більше років дорівнює 23,59 ‰, що перевищує показник в Україні (20,7 ‰). З них майже 12 ‰ населення мають вік 70 років і старше. Великі розміри груп населення у віці, старшому за працездатний, створюють неадекватне пенсійне навантаження на працездатну частину населення та ставлять ряд додаткових проблем перед охороною здоров'я.

Міста є центрами панміксії за умови динамічного соціально-економічного розвитку регіону. Від позитивної динаміки природного і механічного руху населення обласних центрів багато в чому залежить демографічна ситуація в області та генетико-демографічна структура популяцій в цілому. Динаміка постійного населення міста Херсона представлена в табл.1.2.

За даними табл.1.2, стрімкі темпи приросту населення відбувалися в середині 70-х років минулого століття. Чисельність населення міста Херсона в цей період значно зросла (середньорічний приріст постійного населення за період з 1959 по 1970 рік склав +65,19%), Миколаєва (+46,46%). Починаючи з 2001 року, спостерігається поступове скорочення населення міста Херсона за рахунок сполучення негативного

природного і механічного приросту, яке на сьогодні становить 11,73%. Таким чином, скорочення чисельності населення регіону, що відбувається протягом останніх 20 років, обумовлене стабільно високими від’ємними показниками природного та механічного руху.

Таблиця 1.2

Порівняльна динаміка чисельності постійного населення міст Миколаєва та Херсона (1939-2020 рр.)

Рік	Миколаїв		Херсон	
	Середня чисельність за рік, тис.чол.	Темпи середньорічного приросту,%	Середня чисельність за рік, тис.чол.	Темпи середньорічного приросту,%
1939	169,0	-	98,0	-
1959	226,0	+ 33,7	158,0	+ 61,2
1970	331,0	+ 46,46	261,0	+ 65,19
1979	440,0	+ 32,9	319,0	+ 22,2
1989	523,8	+ 19,0	355,0	+ 11,29
2001	514,0	- 1,87	342,0	- 3,66
2006	502,86	- 2,17	330,0	- 3,51
2011	493,4	- 1,88	322,2	- 2,40
2020	480,1	- 1,83	289,7	- 2,16
Разом	-	- 7,75	-	- 11,73

Демографічна ситуація в місті Херсоні характеризується відносно швидкими темпами депопуляції, що може суттєво вплинути на її популяційно-генетичну структуру та репродуктивний потенціал.

1.3. Шлюбно-міграційні процеси та асортативність шлюбів

Іншим чинником, який спричинює зміну популяційно-генетичної структури, є міграція [1]. В умовах звуженого відтворення населення міграційні процеси є єдиним чинником, що перешкоджає депопуляції [15].

Однією з характеристик ідеальної популяції є відсутність міграції (потоків генів). У реально існуючих популяціях відбувається обмін мігрантами між популяціями [10].

Феномен високої частотної поширеності деяких алелей генів з низькою адаптивною цінністю можна пояснити високим рівнем міграційних потоків, добір за якими поки що не відбувся [1].

Міграція носить асортативний характер не лише відносно національності. Мігранти відрізняються від осілої частини популяції за статтю (найчастіше переважають молоді чоловіки) і низькою іншими генетично значущих демографічних (рівень освіти, професія) і особистих характеристик (соціальна активність, рівень інтелекту) [10].

При вивченні генетико-демографічної структури міської популяції слід звертати увагу на динаміку потоку генів (потік мігрантів з навколишніх територій - модель «мегаполіс») (рис. 1.1).

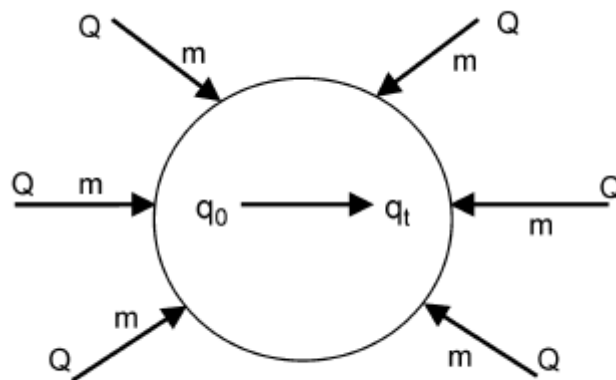


Рис. 1.1. Міграційна модель «мегаполіс» міської популяції [10]

У цьому випадку під час міграції збільшується генетично ефективна чисельність та спадкова різноманітність популяції. Чим більшою є частка мігрантів та відмінності генофондів мігрантів та корінних жителів, тим більших генетичних змін набуватиме генофонд місцевої популяції (рис.1.2). Динаміка частоти гена в низці поколінь описується формулою:

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

де q_t – частота гена через t поколінь міграції; q_0 – вихідна частота гена; Q – частота гена в мігрантів; m – частка мігрантів в популяції [10].

У випадку збільшення частоти гена в мігрантів порівняно з аборигенами ($Q > q_0$), його частота в популяції (q_t) буде поступово зростати; при зворотному співвідношенні ($Q < q_0$) – поступово знижуватися до рівня, характерного для мігрантів. Врешті-решт за будь-яких співвідношень q_0 і Q в необмежено довгій низці поколінь частота гена в мігрантів q_t буде наближатися до його частоти в аборигенів; генофонд останніх врешті-решт стане повністю заміщений генофондом мігрантів. Ця закономірність характерна не тільки для генів «нормальної» мінливості, але і генів, що спричиняють виникнення спадкової патології. Під дією міграційних процесів може відбуватися зміна частоти груп крові та спектру спадкових хвороб [1, 10].

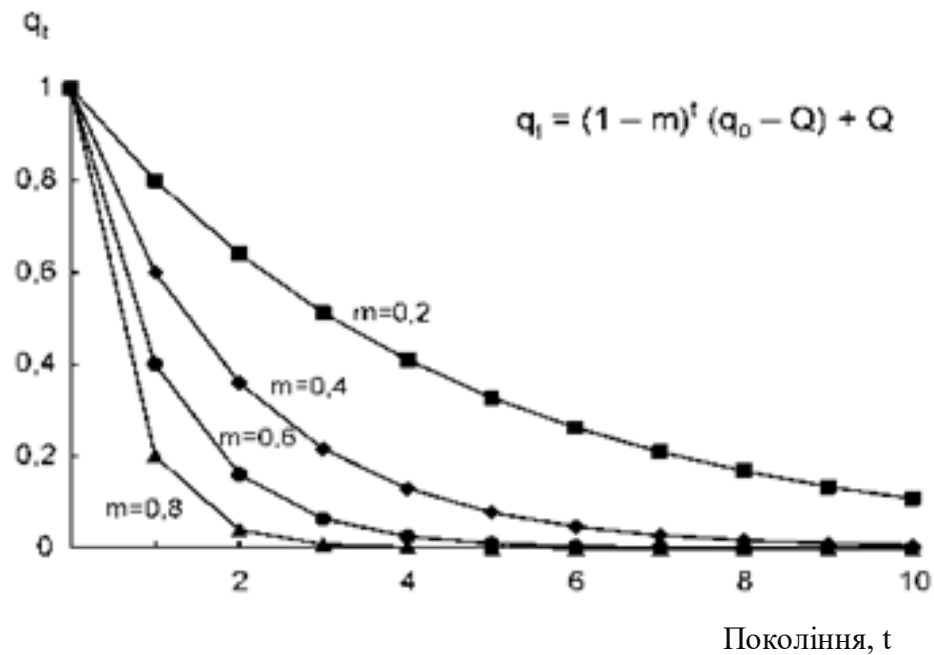


Рис. 1.2. Темпи зміни вихідного генофонду популяції через t поколінь міграції (за О.Л.Курбатовою, 2004; 2010) [10]

Місто можна розглядати як відкриту генетичну систему, внутрішньопопуляційне розмаїття якої збільшується за рахунок потоку генів мігрантів (модель «мегаполіс»). З іншого боку, практично будь-яку міську популяцію можна розглядати як закриту систему, підрозділену на низку субпопуляцій, в якості яких виступають різні етнічні або соціальні

групи населення (модель «ізоляти»). Малі ізольовані групи всередині цієї системи можуть накопичувати значний рівень інбридингу [10, 17].

Міграція між групами у вигляді змішаних шлюбів зменшує генетичні відмінності між ними. Коефіцієнт міграції може бути розрахований на основі даних демографічної статистики кількома способами: 1) як частка немісцевих уродженців в загальній структурі населення за даними перепису; 2) як число прибулих за певний рік, помножене на 25 (довжина покоління) і поділене на середньорічну чисельність населення за розглянутий період; 3) як частка мігрантів (немісцевих мешканців), що вступають у шлюб; 4) як частка нащадків серед батьків і матерів, чії діти народилися в даній місцевості. Останній спосіб розрахунку найбільш якісно відображає генетичний внесок мігрантів у популяцію, оскільки перші три способи спираються на відомості про всіх мігрантів, зареєстрованих в переписах або щорічних демографічних зведеннях, у тому числі і про тих, хто не вніс репродуктивний внесок у приймаючу їх популяцію [10].

Асортативність шлюбів (схрещувань) являє собою явище, коли в шлюб вступають люди, більш подібні за певною ознакою, ніж випадкове заключення шлюбів (панміксія). Підбір шлюбних партнерів здійснюється за віком, національністю, місцем народження, рівнем освіти, професії, приналежності до певної релігії. Позитивна шлюбна асортативність (перевага в укладанні шлюбу за певним параметром) створює передумови до формування підрозділеності популяції, поширення інбредних шлюбів і, як наслідок, зниження гетерозиготності, що сприяє зміні частоти і спектра спадкових захворювань в популяції (зокрема, можливе збільшення поширеності аутосомно-рецесивних форм спадкової патології) [20,23].

Між корінним (українці) та некорінним (в основному - росіяни) населенням спостерігаються відмінності за спрямованістю і давністю шлюбних міграцій, структурою шлюбів за місцями народження

подружжя (поширеність гомо- і гетеролокальних шлюбів). Аналіз міграцій дозволяє судити про джерела формування популяції [16,21].

1.4. Інбридинг та аутбридинг

Під терміном «інбридинг» розуміють створення потомства спорідненими батьками [25]. В результаті інбридингу в популяції збільшується кількість гомозигот і, відповідно, зменшується кількість гетерозигот, що погіршує якість популяції (інбридинг-депресія) [10,18], оскільки збільшує ймовірність того, що потомство буде страждати від хвороб, асоційованих з рецесивними генами. В ізольованих популяціях з часом відбувається вибраковування індивідів, які отримали внаслідок інбридингу несприятливі ознаки [4,26].

Зменшення генетичного різноманіття в результаті інбридингу призводить до того, що індивід і популяція втрачають здатність до адаптації до мінливих умов середовища, оскільки більшість функцій організму генетично детермінована. Хоча інбридинг змінює частоту генотипів в порівнянні з розрахунковою за рівнянням Hardy-Weinberg, який передбачає випадкове формування пар батьків, він не змінює частоту алелей [27, 31].

Інбридинг розраховують як частку ймовірності двох алелей бути ідентичними внаслідок походження від одного предка. Ця частка називається коефіцієнтом інбридингу - міра ймовірності того, що індивід має ідентичні алелі через наявність спільних предків. Генетична структура людської популяції може бути описана в термінах інбридингу всередині її субпопуляцій і обміну генами між субпопуляціями [32]. Тому патерн структури популяції може бути представлений у вигляді розподілення коефіцієнтів генетичних відстаней або коефіцієнтів спорідненості (коефіцієнта інбридинга) всередині кожної субпопуляції або між всіма можливими парами субпопуляцій [33].

У 1965 році Crow і Mange запропонували спосіб розрахунку коефіцієнту інбридингу за частотою шлюбів між індивідами, що мають

одне прізвище (ізонімія) і показали, що рівень ізонімії є маркером інбридингу в популяції незалежно від ступеню спорідненості шлюбу. Під терміном «ізонімія» розуміють шлюби, коли прізвища нареченого і нареченої однакові [22].

Очікувана частота ізонімії прямо пропорційна очікуваному коефіцієнту інбридингу. Якщо відношення ізонімії у нащадків першого рівня близькородинної спорідненості (двоюродні сестри) = 1/4 а в їх дітей - 1/16, то співвідношення ізонімії - 1/4: 1/16 = 4. Для шлюбів другого і третього рівнів співвідношення ізонімії теж дорівнює 4 (1/16: 1/64; 1/64: 1/256 відповідно). Якщо відома частота ізонімії в популяції, можна для неї визначити коефіцієнт інбридингу за формулою:

$F = P/4$, де F – коефіцієнт інбридингу, P – відносна частота ізонімних шлюбів у популяції.

Коефіцієнт F може бути визначений не тільки підрахунком кількості ізонімічних шлюбів, але й підрахунком ймовірності ізонімії в певному поколінні предків [10], тобто простим підрахунком однофамільців з урахуванням статі. При прийнятті припущення про те, що рівень ізонімії є простим маркером спільності походження, розрізняють випадковий (F_r) і не випадковий (F_n) компоненти коефіцієнта інбридингу F . Випадковий компонент визначається тим, що навіть при випадковому виборі є ймовірність - тим більша, чим менше чисельність популяції - вибрати генетично близьку пару. Невипадковий компонент визначається індивідуальними пристрастями у виборі пари.

Для розрахунку випадкового і не випадкового компонентів інбридингу треба знати очікувану (P_r) і дійсну (P) частоту ізонімічних шлюбів. Дійсна частота визначається за відношенням ізонімічних шлюбів до загальної кількості шлюбів, а очікувана частота - за ймовірністю випадкового вибору пари з таким самим прізвищем. Остання розраховується за часткою однофамільців в парах чоловік -

жінка з будь-яким прізвищем. Таким чином, коефіцієнти інбридингу можуть бути розраховані за наступними формулами:

$$Fr = Pr / 4$$

$$Fn = (P - Pr) / 4 (1 - Pr)$$

$$F = Fn + (1 - Fn) Fr.$$

Необхідно звернути увагу на те, що, теоретично загальний коефіцієнт інбридингу не може дорівнювати простий сумі випадкового і не випадкового компонентів, оскільки інбридинг може бути тільки випадковим або не випадковим. Тому випадковий компонент коефіцієнта повинен бути ще помножений на ймовірність того, що в дійсності він не є випадковим $(1-Fn)$. Нині в реальних популяціях не випадковий компонент дуже незначний, і ним нехтують. Для абсолютної більшості популяцій коефіцієнт кореляції між Fr і F складає порядку 0,7-0,8.

У розвинених країнах популяції структуруються соціально і географічно протягом багатьох тисяч років. В ієрархічно структурованій популяції природний добір найбільш ефективний, а швидкість еволюційного процесу більша, ніж в неструктурованій. Але структурування популяцій призводить до того, що в деяких субпопуляціях інбридинг дуже поширений [26].

Загальноприйнятих допустимих меж коефіцієнту інбридингу для оцінки частоти ендогамних шлюбів в популяції не існує. Деякі дослідники вважають, що високій частоті ендогамних шлюбів відповідає значення коефіцієнта інбридингу 0,00273 [32]. Saenz A. E., Barrantes R. [43] при класифікації популяцій за коефіцієнтом інбридингу використовували такі його показники:

0,0015 < Fr < 0,0025 - для низького рівня інбридингу,

0,0025 < Fr < 0,0040 - для середнього рівня інбридингу,

0,0040 < Fr < 0,0061 - для високого рівня інбридингу.

Разом з тим, відомо, що в деяких випадках коефіцієнт інбридингу в ізольованих популяціях буває невисоким [33].

За результатами досліджень генетичних наслідків аутбридингу (процесів міграції і змішування різних етнічних компонентів) та ендогамії встановлені переваги гетерозиготних станів для людини, що призводять до зниження частот рецесивних захворювань. Але ці твердження не доведені, оскільки внаслідок аутбридингу відбувається порушення еволюційно складених комплексів генів, підвищення рівня спонтанного мутаційного процесу при гетерозиготації тощо [1,12].

Таким чином, факторами зміни генетико-демографічної структури популяції, які впливають на динаміку її популяційно-генетичної структури, є дія природного добору, міграційні процеси, зміна генетично ефективної чисельності, статево-вікової структури, дія випадкового інбридингу та аутбридингу. Показником адаптованості популяції є співвідношення її чисельності в наступному і попередньому поколіннях. Скорочення чисельності популяції за період зміни поколінь може призвести до зниження її пристосованості, і, відповідно, до підвищення величини генетичного тягаря. Звуження масштабів природного відтворення та розширення масштабів міграційного зменшення кількості населення зумовлюють зрушення в статево-віковій структурі. Чим більшою є частка мігрантів та відмінності генофондів мігрантів та корінних жителів, тим більших генетичних змін набуватиме генофонд місцевої популяції. Під дією міграційних процесів може відбуватися зміна частот деяких генетичних маркерів (зокрема, груп крові) і спектру спадкових хвороб. Дія інбридингу призводить до втрати популяцією здатності до адаптації, оскільки більшість функцій організму генетично детермінована. Навпаки, під час дії аутбридингу внаслідок міграційних процесів відбувається руйнування комплексів генів, підвищення рівня спонтанного мутаційного процесу при гетерозиготації. Демографічна ситуація в місті Херсоні характеризується відносно швидкими темпами депопуляції, що може суттєво вплинути на її популяційно-генетичну структуру та репродуктивний потенціал.

РОЗДІЛ 2

ДИНАМІКА ГЕНЕТИКО-ДЕМОГРАФІЧНОЇ СТРУКТУРИ ХЕРСОНСЬКОЇ ПОПУЛЯЦІЇ

2.1. Матеріал і методика дослідження

Результати дослідження базуються на аналізі наступних джерел демографічних даних:

- матеріали обласного архіву ЗАГС м. Херсону. Досліджені акти укладання шлюбів у період 1959 – 1963 роки (2020 шлюбів); 1985-1989 роки – 2291 шлюб, 2015-2019 роки – 2083 шлюби. Нами проаналізовані наступні дані: вік, місце народження, місце проживання чоловіка і жінки на момент укладання шлюбу, національність, прізвище;
- дані перепису постійного населення Херсону першого російського перепису населення 1897 року, переписів населення 1926, 1959, 1989, 2001 років.

При вивченні ролі фактору міграцій аналізували динаміку шлюбної структури, розраховували індекс міграції та показник етнічної шлюбної асортативності (A') [22].

Ступінь не випадковості створення шлюбних пар за кількісною ознакою оцінювали за допомогою коефіцієнта кореляції Пірсона, а за якісними ознаками – за допомогою поліхоричного показника зв'язку К [50]. Для обчислення ступеня асортативності шлюбів за деякими показниками якісних ознак використовувався індекс шлюбної асортативності, що служить аналогом індексу шлюбності в демографічних та етнографічних дослідженнях [28]:

$$A = (N. O. - N. E.) / N. E. = (N. O. \times N / N^{\text{♂}} \times N^{\text{♀}}) - 1,$$

де $N. O.$ – фактична кількість шлюбних пар з даним поєднанням ознак;
 $N. E.$ – очікуване число таких пар при панміксії, виходячи з числа женихів ($N^{\text{♂}}$) і наречених ($N^{\text{♀}}$) з ознакою, що досліджується, в даній шлюбній когорті; N – сумарна кількість укладених шлюбів.

Ступінь позитивної шлюбної асортативності розраховували за модифікованим індексом A' , вираженим у відсотках від максимально можливої для даної групи [10]:

$$A' = (A : A_{\max}) \times 100$$

Значення індексу A' може варіювати від 0 (при панміксії) до 100 % (при повній позитивній асортативності). Нами розрахований коефіцієнт міграції, який визначали як частку мігрантів (немісцевих мешканців) серед батьків і матерів, чиї діти народилися в даній місцевості [10].

Розраховували частку внеску матерів певної національності в генофонд дітей тієї ж національності ($U_{\text{♀}}^{\text{♀}} \rightarrow U$) та відповідний внесок батьків тієї ж національності ($U_{\text{♂}}^{\text{♂}} \rightarrow U$), виражених наступними формулами [17]:

$$U_{\text{♀}}^{\text{♀}} \rightarrow U = \frac{(U \times U) + (U \times F) I_{u1}}{(U \times U) + (U \times F) I_{u1} + (F \times U) I_{u2}}$$

$$U_{\text{♂}}^{\text{♂}} \rightarrow U = \frac{(U \times U) + (U \times F) I_{u2}}{(U \times U) + (U \times F) I_{u1} + (F \times U) I_{u2}}$$

де $(U \times U)$ – чисельність моноетнічних шлюбів; $(U \times F)$ – кількість шлюбів між жінками певної національності з чоловіками інших національностей; $(F \times U)$ – чисельність реципрокних шлюбів; I_{u1} і I_{u2} – індекси етності (частка нащадків певної національності) в прямих і реципрокних шлюбах. Аналогічно частка матерів і батьків інших національностей, які внесли свій внесок у генофонд українських дітей ($F_{\text{♀}}^{\text{♀}} \rightarrow U$ і $F_{\text{♂}}^{\text{♂}} \rightarrow U$) складатиме:

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

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

Аналіз генетико-демографічних даних проведений біометричними методами [11] і стандартними методами популяційно-статистичного аналізу (Cavalli-Sforza L.L., Bodmer W.F., 1971) [24]. Для визначення меж елементарної популяції розраховували індекс ендогамії [15].

2. 2. Динаміка генетико-демографічної структури херсонської популяції під впливом шлюбно-міграційних процесів

Для міста Херсона протягом всієї його історії міграційні процеси були головним джерелом зростання чисельності населення і головним чинником збільшення генетичного різноманіття. Першими поселенцями південних степів України стали запорізькі козаки. Там у другій половині XVI століття ними була заснована Запорізька Січ на острові Хортиця. Запорізькі землі займали територію, на якій згодом утворилися Катеринославська і Херсонська губернії. Після знищення Січі Потьомкіним ці землі були роздані переселенцям з центральних російських губерній або німецьким колоністам. У кінці 50-х років XIX століття територія сучасної Херсонщини була в основному заселена "прощеними" запорізькими козаками (більше 10 тис. осіб чоловічої статі), селянами-кріпаками Правобережної та Лівобережної України [7,8].

Найчисленнішу групу населення становили українці – переселенці з Полтавської, Чернігівської та Київської губерній. Серед 212 034 жителів, які проживали на території Херсонського повіту в той час, чисельність українців складала 148 326 чоловік (69,95 %), на другому місці за чисельністю були євреї (25 537 чоловік, або 12,04%), далі – росіяни (18 759 чоловік, або 8,85%), молдавани – 3900 осіб (1,84 %), німці – 2004 (0,95 %), осіб інших національностей – 13 508 (6,37 %). В кінці XVIII століття у Херсонській губернії проживало 70,39% українського населення [7]. Але етнічний склад міського населення суттєво відрізнявся від сільського: в етнічній структурі херсонської популяції переважали росіяни (47,23%), євреї (29,05%) і лише 19,62% було українців. У Херсоні до 30-х років XX століття чисельно переважали росіяни. Пізніше поступово їх питома вага в етнічній структурі населення знижувалася (з 66,4% у 1926 році до 20,0% у 2001 році), тоді

як чисельність українців поступово та одночасно збільшувалася (з 16,3 до 75,6%) (табл.2.1).

Таблиця 2.1

Етнічний склад населення Херсону за результатами переписів (%)

Етнос	Роки перепису:				
	1897	1926	1959	1989	2001
українці	19,6	16,3	63,0	66,0	75,6
росіяни	47,2	66,4	29,0	29,2	20,0
євреї	29,0	14,7	6,0	1,9	0,5
поляки	1,7	0,3	0,1	-	-
німці	0,7	0,3	0,1	-	-
татари	0,6	-	-	0,3	0,3
білоруси	0,30	-	-	0,13	0,13
молдавани	0,12	-	-	-	0,11
цигани	0,12	-	-	-	0,03
болгари	0,03	0,01	-	-	-
вірмени	0,03	-	-	-	0,20

У кінці XIX століття міграційний приріст різко посилювався після селянської реформи 1861 року, трохи знизився після голодомору 1922-1923 років і надалі постійно зростав, досягнувши максимуму наприкінці 80-х років минулого століття (табл. 2.2). Зростання чисельності населення міста стрімко відбувалося, починаючи з другої половини XX століття. Коефіцієнт міграції, розрахований на основі даних церковно-приходських книг як частка місцевих уродженців серед тих, хто вступав у шлюб, у кінці XIX - на початку XX століття був високим – 0,7-0,8. Але дальність переміщення мігрантів була незначна (у середньому 400 км), що свідчило про обмеження панміксії, яка забезпечувала гетерогенність населення.

Таблиця 2.2

Чисельність населення міста Херсона (без урахування населених пунктів, підпорядкованих Херсонській міськраді) (тис.чол.)

Роки										
1840	1897	1926	1939	1959	1970	1979	1989	2001	2008	2020
19,6	59,1	57,4	97,0	158,0	260,7	318,9	355,4	328,4	308,8	289,7

На початку 60-х років ХХ століття серед вступаючих у шлюб у Херсоні місцеві уродженці склали 66,2%, тобто коефіцієнт міграції був приблизно таким самим, як і на початку минулого століття, але середня дальність переміщення мігранта збільшилася до 750 км. У 1985-1989 роках коефіцієнт шлюбної міграції впав до 0,24, а дальність міграції збільшилася майже в півтора рази – до 1230 км, причому збільшився внесок мігрантів із Сибіру та Дальнього Сходу СРСР. Швидкими темпами зростала чисельність населення міста Херсону (середньорічний приріст постійного населення за 10-річний період (1959-1970 рр.) складав 65,19%).

У 1990-ті роки минулого століття відбулася зміна просторово-географічних показників міграції – серед мігрантів зменшилася частка аборигенів регіонів Росії і зросла частка мешканців колишніх республік СРСР. У херсонський генофонд населення суттєво збільшився потік генів із кавказького регіону та Середньої Азії: чисельність вірменів збільшилася у 3,8 рази, корейців - у 2,9 рази, татар - у 2,5 рази, азербайджанців - у 1,7 рази (за даними перепису 2001 року). Міграційні процеси в південному регіоні України характеризуються вираженими гендерними особливостями: переважання чоловіків із Закавказзя, Середньої Азії і Північного Кавказу.

Починаючи з 1995 року, триває скорочення населення регіону за рахунок негативного приросту. Швидкими темпами скорочувалася чисельність євреїв: якщо в 1897 році їх налічувалося в Херсоні 29,04%, то в 2001 році – тільки 0,5%. Така ж тенденція характерна і для інших

етносів, окрім татар і вірмен, чисельність яких змінилася за 104 роки порівняно несуттєво (відповідно з 0,6 до 0,3% та з 0,03 до 0,20%). Коефіцієнт шлюбної міграції різко знизився: в 1955-1960 роках ХХ століття цей показник був 0,66, в 1990-2000 роках – 0,1 (табл. 2.3). Динаміка коефіцієнтів міграції інших міст України демонструє подібну з Херсоном тенденцію: до 60-х років ХХ століття відмічені високі коефіцієнти міграції ($0,6 < m < 0,8$), що відповідають етапу стихійного росту чисельності міських популяцій; потім коефіцієнти міграції знижуються до 0,4–0,5, що відображає введення заходів щодо регулювання чисельності міського населення та економічну кризу міст.

Таблиця 2.3

Порівняльна динаміка коефіцієнту шлюбних міграцій у Херсоні та різних міст України

Місто	1956-1961 рр.	1968-1986 рр.	1986-1991 р.	1991-2000 рр.
Харків	0,72		0,57	0,51
Донецьк	0,70		0,54	0,36
Полтава	0,72		0,62	0,42
Луганськ	0,68	0,53	0,48	0,35
Херсон	0,65		0,25	0,11

Але в Херсоні зупинка більшості підприємств-гігантів у період розпаду СРСР на початку 90-х років спричинила різке скорочення чисельності мігрантів і, відповідно, стрімке зниження коефіцієнту міграції (протягом десяти років – з 0,24 до 0,1). Отже, херсонська популяція стає все більш генетично замкненою. Якщо в 1959-1963 роках індекс ендегамії складав 0,06, то в 1985-1989 роках – 0,318, а в 2010-2014 роках – 0,507, що дає підстави вважати херсонську популяцію елементарною популяційною одиницею [27]. Наслідком зниження інтенсивності міграції є утворення нових дезадаптованих комплексів

генів, що негативно впливає на пристосованість наступних поколінь [1,18].

За період зміни поколінь відбулися суттєві зміни шлюбно-міграційної структури міського населення. У 1956-1961 роках частка корінних жителів міста Херсону серед подружніх пар складала 19,2-21,8%, тоді як через 55 років – вже 68,5-72,6% (табл. 2.4). У цей період значно зменшилася частка мігрантів із Російської Федерації (відповідно з 16,8% до 3,9%), а також уродженців Херсонської області (з 30,0% до 15,2%), а також уродженців інших регіонів України.

Міграційні процеси збільшують генетичну різноманітність та сприяють збільшенню спостережуваної гетерозиготності, але не можуть самі по собі бути показником аутбридингу. Процеси перемішування цієї генетичної різноманітності і, отже, рівень індивідуальної гетерозиготності жителів багато в чому залежатимуть від міри генетичної підрозділеності популяції, що проявляється в структурі шлюбів. Позитивна асортативність за полігенними кількісними ознаками збільшує аддитивну компоненту їх мінливості. Добір подружніх пар за низкою етнодемографічних показників може бути генетично значимим явищем, оскільки ці показники зазвичай зв'язані зі спадково обумовленими відмінностями, що зумовлює вторинну асортативність за цими ознаками.

За останні роки шлюбно-популяційна структура херсонської популяції потерпала суттєвих змін: відбулося зменшення чисельності українців серед подружжя як серед чоловіків (з 33,2 до 27,0%), так і серед жінок (з 36,8 до 28,0%) з одночасним суттєвим збільшенням частки росіян (відповідно з 13,52 до 18,87% і з 10,76 до 19,5%) (таблиця 2.5).

У шлюбно-етнічній структурі популяції стабільно представлені білоруси, чисельність яких за цей період складала: серед чоловіків-наречених - 0,84 - 0,88%, жінок – 0,54 - 0,84%.

Таблиця 2.4

Динаміка частки подружжя різної статі

Регіон народження	Частка подружжя залежно від статі, %					
	1958-1963 роки		1985-1989 роки		2015-2019 роки	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Херсон	19,5± 5,0	21,7± 2,4	51,9± 8,5	56,0± 6,8	72,8±6,5	68,6±8,0
Херсонська область	26,2±3,3	30,0±2,8	13,1±3,0	14,4±2,6	8,6 ± 2,0	15,2± 5,8
Північ України	4,5 ± 1,4	4,4 ± 2,3	2,7 ± 0,8	1,7 ± 0,5	2,0 ± 0,8	1,2 ± 0,9
Південь України	10,8± 1,4	10,0± 1,5	6,2 ± 2,5	6,8 ± 1,8	3,6 ± 1,4	3,8 ± 2,0
Центр України	1,8 ± 1,4	1,7 ± 1,0	1,6 ± 0,8	1,5 ± 1,2	0,8 ± 0,2	0,7 ± 0,3
Захід України	3,6 ± 1,2	2,3 ± 0,5	3,2 ± 1,6	3,3 ± 1,0	1,7 ± 1,4	1,0 ± 0,4
Схід України	9,4 ± 1,2	11,0± 2,3	5,8 ± 0,7	4,6 ± 0,7	2,5 ± 0,8	3,0 ± 1,2
Росія	20,3± 4,0	15,2± 3,4	10,2± 3,9	8,1± 3,1	4,0± 1,6	4,2± 0,5
Країни СНГ	2,1 ± 0,3	2,4 ± 0,4	4,3 ± 1,5	2,3 ± 1,2	2,7 ± 1,4	1,8 ± 0,7
Білорусія	1,6 ± 0,6	1,0 ± 0,2	1,0 ± 0,2	0,8 ± 0,2	0,3± 0,02	0,3± 0,04
Країни світу	-	-	-	-	1,8 ± 0,6	0,4± 0,02

Серед осіб, що заключають шлюб, скоротилася чисельність євреїв (з 1,34 до 0,58% в 1959-1963 роках та з 1,25 до 0,47% в 2015-2019 роках) внаслідок їх еміграції переважно в Ізраїль у 90-х роках минулого століття. За цей самий період в міській популяції спостерігається збільшення частки осіб неслов'янського походження чоловічої (з 0,4 до 1,5%) та жіночої (з 0,1 до 0,74%) статей.

Таблиця 2.5

Динаміка етнічного складу осіб, що вступають у шлюб,
в херсонській популяції (%)

Національність	♂	♀
----------------	---	---

	1959- 1963 рр.	1985- 1987 рр.	2008- 2014 рр.	1959- 1963 рр.	1985- 1987 рр.	2017- 2019 рр.
українці	33,5	34,0	27,9	36,9	34,9	28,2
росіяни	13,5	13,4	18,8	10,7	13,2	19,3
білоруси	0,8	0,6	0,9	0,5	0,6	0,8
євреї	1,3	0,9	0,6	1,3	0,6	0,4
слов'янські етноси*	0,4	0,4	0,4	0,5	0,3	0,2
особи неслов'янського походження**	0,4	0,6	1,2	0,1	0,2	0,6

Примітка: * болгари, молдовани, поляки, чехи, італійці, цигани, греки, німці, латиши, румуни, якути

** чуваші, башкіри, азербайджанці, вірмени, грузини, татари, таджики, корейці, мордва, удмурти, турки

Частка гомо локальних шлюбів значно збільшилася (практично в десять разів - з 6,0 до 50,6%) при одночасному суттєвому зниженні інтенсивності шлюбної міграції, тоді як рівень гетеро локальних шлюбів не потерпав суттєвих змін (93,0-83,7%). При цьому серед гетеролокальних шлюбів була знижена втричі частка українських подружніх пар (з 33,2 до 11,3%) (табл.2.6).

У гомолокальних шлюбах протягом останніх 25 років відмічена сталість частки українських подружніх пар на рівні 16,6-16,2%. Серед гетеролокальних шлюбів збільшилася частка місцевих мешканців як серед женихів (з 18,3 до 75,5%), так і серед наречених (з 20,9 до 69,6%), тоді як частка немісцевого подружжя суттєво скоротилася - з 45,0 до 8,5%. При цьому відмічено скорочення частки моноетнічних українських подружніх пар (з 52,8 до 32,0%) при збільшенні майже вдвічі російських моноетнічних шлюбних пар (з 8,9 до 16,0%).

Наочним показником аутбридингу є зростання частки міжетнічних шлюбів [10]. Наслідком аутбридингу є підвищення ступеню гетерозиготності потомства, при цьому підвищується ймовірність

переходу шкідливих рецесивних генів у гетерозиготний стан. У потомства від аутбредних шлюбів рідше зустрічаються рецесивні захворювання.

Таблиця 2.6

Динаміка шлюбно-етнічної структури міської популяції

Шлюбний тип	Частка шлюбів різного етнічного складу, %					
	1959-1963 рр.		1985-1989 рр.		2015-2019 рр.	
	Усі шлюби (А)	з них українські (В)	усі шлюби (С)	з них українські (Е)	Усі шлюби (D)	з них українські (F)
Гомолокальний	6,0	3,7	31,8	16,6	50,6	16,2
t-критерій	A-C: 5,52***; C-D: 4,20***; B-F: 4, 64***					
Гетеро локальний	92,0	33,2	67,2	32,5	83,8	11,3
Серед них: чоловік місцевий	18,0	11,2	52,0	26,3	75,5	3,6
Жінка місцева	20,8	11,9	56,0	27,5	69,6	5,9
Обидва немісцеві	45,0	32,8	22,8	12,0	8,5	2,2
t-критерій	B-E: 5,6**; E-F: 4,7**; B-F: 6,3***					

Примітка: ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$.

Аналіз шлюбно-популяційної структури виявив динамічне скорочення кількості моноетнічних шлюбів (з 65,5% у 1958-1962 рр. до 48,5% у 2016-2020 рр.) при відповідному зростанні частки міжетнічних подружніх пар (відповідно з 34,5% до 51,5%). Така ситуація є наслідком інтенсивних міграційних процесів у 90-тих роках минулого століття (табл. 2.7).

Динаміка міжетнічних шлюбів є стабільною за роки дослідження. Але частка міжетнічних шлюбів (єврей-росіянка, татарин-українка, українець-татарка) поступово збільшується (з 0,1 до 0,6%). Слід зазначити, що інтенсивність метисації внаслідок нечисленності таких

міжетнічних шлюбів є незначною (до 1,0%). За такої інтенсивності метисації для того, щоб відбулася зміна генетичної структури популяцій, необхідний час трохи більше 10 поколінь (зміна поколінь у популяціях людини відбувається кожні 25-30 років).

Таблиця 2.7

Структура моноетнічних шлюбів популяції міста Херсона

Моноетнічні шлюби (%)	1958-1962 рр.	1984-1988 рр.	2016-2020 рр.
Разом	65,5	57,7	48,5
Українець-українка	52,6	48,0	32,0
Росіянин-росіянка	8,4	9,8	17,0
Єврей-єврейка	1,7	0,6	0,04
Вірмен-вірменка	-	0,1	0,4
Азербайджанець-азербайджанка	-	-	0,05
Грузин-грузинка	-	-	0,04
Татарин-татарка	-	0,03	-
Білорус-білоруска	0,1	0,04	-
Кореєць-кореянка	-	-	0,05

Отже, особливістю динаміки генетико-демографічної структури херсонської популяції є те, що оновлення генофонду відбувається в умовах майже повної відсутності зовнішньої шлюбної іміграції і зростання частоти внутрішньо популяційних міжетнічних шлюбів. Одним з факторів, що порушують генетичну цілісність міській популяції, є просторово-територіальна підрозділеність, викликана неоднорідністю розселення на міській території представників різних етнічних груп або вихідців із різних регіонів.

2.3. Просторово-територіальна підрозділеність херсонської популяції

Міське населення традиційно розглядається як модель великої панмиксної популяції, яка передбачає випадкове утворення шлюбних пар у відношенні всіх генетично значущих ознак. У реальності міські популяції мають складну інфраструктуру, яка обумовлює деякий ступінь підрозділеності їх генофондів (модель «ізоляти»). Підрозділена система є більш стійкою, ніж деструктурована [1,9]. У великих містах далекі мігранти здавна прагнули консолідуватися в межах однієї локальності, що, очевидно, полегшувало їх адаптацію до іншого етнокультурного середовища. Просторово-територіальна підрозділеність призводить до порушення панміксії тільки в тому випадку, якщо шлюби укладаються по сусідству. Інший вид внутрішньопопуляційної підрозділеності особливо помітно проявляється в популяціях великих міст – позитивна шлюбна асортативність – спричинена прагненням укласти шлюби за принципом «подібне з подібним» [10]. Таку підрозділеність можна виявити лише при вивченні структури шлюбів. У багатонаціональному місті навіть при рівномірному розселенні, як правило, існують етнокультурні, релігійні та соціальні бар'єри, що спричинює не тільки соціальну, але й генетичну ізоляцію окремих груп населення [10].

Матеріали перепису 1897 року дозволили оцінити ступінь просторової підрозділеності херсонської популяції наприкінці XIX ст. за етнічними, конфесіональними соціальними та регіональними (місце народження) ознаками. Для наочного подання етноконфесіональної і етнодемографічної топографії міста нами використаний індекс неоднорідності розселення $I_{ik} = (X_{ik} - X_i) / X_i$, де X_{ik} – частота i -тої етнічної, конфесійної або регіональної групи в k -й субпопуляції (частині міста); X_i – частота даної групи в популяції у цілому. Позитивні значення

індексу свідчать про вибіркочу концентрацію окремих груп у певній частині міста [10].

При аналізі етнічної топографії міста Херсону нами встановлено, що найбільші «концентрації» виявляють євреї, вірмени, татари. Ці етнічні меншини концентрувалися переважно в центральних частинах міста і, як наслідок, у цих районах знижена частка слов'янського населення. Просторова подільність характерна і для ознаки «місце народження мешканця» – розселення мігрантів з різних регіонів по території міста виявило значну неоднорідність. «Далекі» мігранти утворювали «ущільнення» у центральних частинах міста, населення яких опинилося більш гетерогенним за ознакою «місце народження» порівняно з периферією. «Ближні» мігранти – з повітів Херсонської губернії – навпаки, концентрувалися в периферійних частинах міста [12].

Нині фактор територіальної нерівномірності розселення не відіграє настільки істотну роль, як у минулому, при формуванні шлюбної структури херсонської популяції унаслідок двох причин: 1) слабкої вираженості етнічної топографії городян; 2) високої мобільності жителів міста, в зв'язку з цим майбутні подружжя набагато частіше знайомляться за місцем роботи або в місцях дозвілля, ніж «по сусідству». У той же час на перший план виходить «віртуальна» підрозділеність, яка виявляється на рівні вибору шлюбного партнера і не випадкового формування подружніх пар [12].

2.4. Визначення напрямку потоку генів у херсонській популяції та його генетичні наслідки

Для з'ясування генетичних наслідків для конкретних етнічних груп популяції слід визначити напрямок потоку генів від батьків наступному поколінню [3]. Починаючи з 1995 року, в Херсоні більшість нащадків міжетнічних шлюбів між українцями та іншими етносами вибирали українську національність, внаслідок чого потік генів спрямований в

український генофонд [11]. Динаміка цього процесу представлена в табл. 2.8.

Таблиця 2.8

Генетичний внесок батьків різних національностей в український генофонд (%)

Національність батьків	1958-1962 рр.		1984-1988 рр.		2016-2020 рр.	
	мати	батько	мати	батько	мати	батько
українці	90,0	82,8	83,5	82,3	76,7	76,2
росіяни	7,8	11,9	12,3	12,6	18,3	17,6
білоруси	0,2	0,3	0,2	0,2	0,4	0,4
татари	0,7	0,7	0,7	2,9	4,1	5,2
вірмени	-	0,03	-	0,1	0,2	0,2
молдовани	0,01	0,02	0,01	0,004	0,03	0,008
євреї	0,005	0,02	0,005	0,002	0,012	0,013
поляки	0,005	0,003	0,002	0,002	0,002	0,002
кавказці	0,02	0,10	0,04	0,2	-	0,3
Інші національності	3,5	3,4	2,6	3,3	3,5	3,7

За даними таблиці 2.8, за останні роки генетичний внесок українських подружніх пар у генофонд популяції поступово зменшується: якщо на початку 60-х років минулого століття він складав: від українських матерів – 90,0%, батьків 82,8%, то нині становить від матерів – 76,7%, батьків – 76,2%. Потік генів з інших етнічних груп у генофонд українців-мешканців міста Херсона збільшився протягом двох поколінь і складає нині $m=0,21$ по материнській лінії і $m = 0,23$ – по батьківській. Найбільший потік генів у генофонд херсонської популяції протягом багатьох років відбувається від моноетнічних шлюбів росіян, інтенсивність якого збільшилася з 7,8-11,9% у 60-х роках минулого

століття до 18,3-17,6% нині. Спостерігається зростання потоку генів від популяції шлюбних пар – мігрантів з числа кавказьких народів по батьківській лінії. Збільшився потік генів в український генофонд від батьків-мусульман: татар - з 0,7 у 1958-1962 роках до 4,1-5,2% у 2016-2020 роках; вірмен – відповідно з 0,03 до 0,2; інших кавказьких народів – з 0,02 до 0,3, серед яких переважають особи чоловічої статі. Відкритим залишається питання про те, яким чином впливають процеси метисації на генофонд українців.

Таким чином, демографічна ситуація в місті Херсоні характеризується відносно швидкими темпами депопуляції, що може суттєво вплинути на її популяційно-генетичну структуру та репродуктивний потенціал. Починаючи з середини 90-х років, поступово посилюється інбредний компонент внаслідок зниження інтенсивності міграції, зменшення шлюбної відстані між місцями народження подружжя. Рівень генетичної гетерогенності підтримується завдяки збільшенню частки міжетнічних шлюбів (з 34,5% до 51,5% протягом двох поколінь) і зниження шлюбної асортативності за національністю, що призводить до збільшення внутрішньої популяційної генетичної різноманітності. За останні роки генетичний внесок моноетнічних українських подружніх пар у генофонд популяції поступово зменшується при одночасному посиленні потоку генів від росіян, татар, кавказців (переважно чоловіків).

РОЗДІЛ 3

ВИКОРИСТАННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ ГЕНЕТИКО-ДЕМОГРАФІЧНОГО ДОСЛІДЖЕННЯ НА УРОКАХ БІОЛОГІЇ У ПРОФІЛЬНИХ КЛАСАХ

3.1. Методика вивчення генетики популяцій людини в шкільному курсі біології

Особливе значення при вивченні популяції людини в шкільному курсі біології має описання сутності та мікроеволюційної ролі генетико-демографічних характеристик популяції. На цьому етапі вивчення популяційної генетики необхідні чітке формулювання визначень, достатня кількість прикладів, що базуються на реально проведених популяційних генетико-демографічних дослідженнях, які розкривають сутність еволюційно-генетичної властивості популяції та описання ролі цієї властивості в мікроеволюційних процесах.

Генетична гетерогенність організмів в популяції стосовно механізмів еволюційного процесу є передумовою дії природного добору. При описанні цієї властивості важливо встановити причинно-наслідкові зв'язки між генетичними, екологічними та еволюційними процесами. Серед причин генетичного характеру виділяють мутаційний процес і рекомбінацію. Екологічні фактори при певній інтенсивності дії також можуть призводити до змін у спадковості (виникнення генних, хромосомних, геномних мутацій), що буде призводити до підвищення гетерогенності організмів.

Необхідною умовою для успішного вивчення учнями ролі частот генів в еволюції популяцій є знання сутності закону Харді-Вайнберга, який дозволяє описувати їх генетичну структуру. Об'єктивне описання генетичної структури популяції спирається на розрахунок частот генів, які дозволяють розрахувати частки гомозигот і гетерозигот і кількість гетерозиготних осіб, які можуть бути носіями шкідливих рецесивних

генів. Одержавши ці відомості, слід перейти до описання ролі динаміки генетико-демографічної структури в мікроеволюційному процесі.

У табл.3.1 описано еволюційне значення основних популяційно-генетичних характеристик.

Таблиця 3.1

Еволюційне значення динаміки генетико-демографічної структури популяції

Фактор динаміки популяційної структури	Еволюційне значення
Щільність населення	Є свідченням підвищення рівня пристосованості до умов середовища
Генетично ефективна чисельність (кількість осіб репродуктивного віку)	При збільшенні або зменшенні чисельності популяції рівень інбридингу і варіанса можуть сильно змінюватися
Динаміка чисельності осіб	1) зміна частот генів, генотипів, фенотипів; 2) створення матеріалу для дії природного добору; 3) зміна напрямку дії природного добору відповідно умов середовища; 4) створення передумов адаптивних змін у популяції
Статевий склад	Оптимальне співвідношення статей забезпечує збереження чисельності, наслідком чого є: - збереження гомеостазу; - створення матеріалу для дії природного добору
Віковий склад	Еволюційно перспективними є популяції, в яких висока частка осіб репродуктивного віку, що є умовою для збільшення і підтримання її чисельності. У таких популяціях природний добір (провідний фактор еволюції) сприяє збереженню існуючих адаптацій до умов середовища або до виникнення нових пристосувань групового характеру

Отже, сучасний рівень вивчення популяції у біології у закладах загальної середньої освіти пов'язаний із реалізацією двох провідних

методологічних конструктів: ідеї розвитку та організації. Ці конструкти з точки зору сучасної методології біології реалізуються в формі генетико-еволюційно-екологічного підходу.

3.2. Інноваційна технологія навчання на уроках генетики

Навчальний процес при вивченні генетики популяцій людини орієнтований на формування в учнів основних складових компетентності:

- когнітивної компоненти (знання),
- операціональної компоненти (практичні навички),
- аксіологічної компоненти (комунікативні навички)

На уроках мають бути застосовані технології розвиваючого навчання, особистісно-орієнтовані технології в поєднанні з традиційною технологією навчання на основі компетентнісно-орієнтованого підходу з використанням сучасних засобів комунікацій. Для формування зазначених компетенцій нами пропонуються такі методи викладання: проблемно-орієнтоване, командно орієнтоване навчання, рольові ігри (інсценування), презентації, дискусії, кейс-стаді, робота в малих групах, мозковий штурм (генерації ідей), складання таблиць, діаграм і т.д.

Наприклад, тема: «Елементарні процеси еволюції» проводиться із застосуванням командноорієнтованого методу за сценарієм «Зустріч команд креативних учнів». Ця тема актуальна, представляє інтерес для сучасної екологічної генетики, генетики людини, еволюційного вчення. Вона є основою для прогнозування частоти, спектру та поширеності моногенних та мультифакторіальних захворювань через аналіз структури шлюбів у популяції за національністю, шлюбних міграцій, шлюбної асортативності.

Аналіз генетико-демографічної структури популяції є інформативним і може використовуватися для вирішення питань генетики людини, практичної медицини, в тому числі медико-генетичного консультування. Але традиційні технології навчання даної теми менш результативні,

тема представляє складність для сприйняття ліцеїстами. Тому вважаємо доцільним у навчанні даної теми використовувати інноваційну технологію. Особливо слід звернути увагу на історію формування херсонської урбанізованої популяції і на вплив шлюбно-міграційних процесів на формування її генетико-демографічної структури. Вивчення складного навчального матеріалу з популяційної генетики з використанням історичних та екологічних аспектів (поширеності вроджених вад розвитку новонароджених, мимовільних викиднів і мертвонароджень) сприятиме підвищенню пізнавального інтересу. Навчальний матеріал розглядається на конкретних прикладах (динаміки етнічної та шлюбно-міграційної структури, визначення напрямку потоку генів у херсонській популяції та прогнозування його генетичних наслідків).

Навчальним групам завчасно за тиждень роздається додатковий «Блок генетичної інформації» для проведення інтерактивного заняття з теми «Елементарні процеси еволюції. Генетико-демографічна структура херсонської популяції» і сценарій, розроблений учителем. Представляємо короткий опис сценарію командної гри.

I. 1. *Мета зустрічі - гри:*

- формування в учнів знань про фактори мікроеволюції, їх динаміку в урбанізованій популяції;
- формування конкретних комунікативних і практичних навичок в процесі проведення зустрічі команд;
- мобілізація учнів до активного обговорення проблеми і їх вирішення, навчання аналітичного мислення, висловлювання і відстоювання власної точки зору, вироблення толерантності до чужої думки.

2. *Задачі навчання:*

- сформувані в учнів знання про генетичну рівновагу в популяції та фактори, що призводять до порушення рівноваги генних частот і генотипів (мікроеволюційні фактори);

- продемонструвати, як під дією динаміки генетико-демографічних факторів може змінюватися адаптованість популяції до умов середовища (за рахунок зміни частоти вроджених вад розвитку немовлят і репродуктивних втрат).
- вивчити причини та наслідки обмеження панміксії для генетико-популяційної структури;
- дослідити особливості дії факторів динаміки генетико-демографічної структури (рівня ендогамії, шлюбної міграції; етнічного та статевовікового складу, шлюбної асортативності).

II.1. Для участі в грі учням необхідно знати:

- чинники, що зумовлюють зміну генетичного складу популяцій: мутації, міграції, популяційні хвилі, ізоляція, природний добір;
- дрейф генів як випадковий процес у популяції;
- мутації як основу видоутворення;
- поняття про інбридинг;
- спадкові хвороби, частота яких збільшується при порушенні популяційно-генетичної рівноваги;
- особливості дії природного добору як головного фактора мікроеволюції, що змінює пристосованість популяцій.

II.2. Для участі в грі учням необхідно:

- визначити ведучого;
- намітити план ведення гри;
- розподілити учнів на 3 команди («Генетики», «Медики», «Еволюціоністи»);
- прийняття правил проведення гри:
- активне слухання і комунікація;
- вміння вислухати різні точки зору;
- вміння відстоювати власну думку;
- не відходити від теми заняття.

III. Висновок.

- в кінці зустрічі команд проводиться обговорення: вислуховується думка учасників, відзначаються позитивні і негативні сторони, визначається ступінь участі кожного і правильність точок зору на проблему, виправляються помилки кожної команди;
- здійснюється вимір індивідуальних навчальних досягнень учнів за тестовими питаннями.

ЕТАПИ ГРИ.

1. Підготовчий етап:

- вступне слово ведучого (вчителя):
- використовуючи дидактичні прийоми (мозковий штурм, кластери, Т-таблиця), розглянути наступні питання:
 1. Ідеальна популяція та її характеристика.
 2. Рівновага в панміктичній популяції. Закон Харді-Вайнберга.
 3. Елементарні процеси мікроеволюції: мутації, міграція, дрейф генів, ефект засновника.
 4. Приклади зміни частоти спадкових захворювань людини та вродженої патології при порушенні популяційно-генетичної рівноваги.
 5. Зміни генетико-демографічної структури урбанізованих популяцій під впливом мікроеволюційних факторів і їх наслідки.
 6. Визначити проблему і зацікавити учасників.

2. Ігровий етап.

1. Командам пропонується для спільного перегляду відео «Генетична структура популяцій людини та її динаміка» і проводиться розподіл практичних навичок визначення рівнів регуляцій за жеребом (вибір конвертиків з номерами і питаннями);
2. Оцінюються спільні комунікативні та практичні навички кожної команди:
 - за визначенням факторів мікроеволюції в процесі перегляду відео «Генетична структура популяцій людини та її динаміка»;

- за перерахуванням потенційних наслідків зміни генетико-популяційної структури;

2.3. Оцінка правильності відповідей команд проводиться ведучим (учителем) з урахуванням думок капітанів команд.

У командах колективно обговорюються питання, виявляються позиції у окремих осіб в мікрогрупах, якщо в команди немає єдиної точки зору, виступають усі бажаючі. Якщо в команди позначилася єдина точка зору, то надається слово по черзі капітанам кожної підгрупи. Лідери, в свою чергу, перш ніж виступити, радяться з членами своєї команди.

Заключний етап. Аналіз «зустрічі команд».

1. Після проведення «зустрічі» підводиться підсумок: нагадується мета інтерактивного заняття «Зустріч команд», обговорюється ступінь достовірності та правильності відповідей, зв'язок з партнерами по грі, внесок кожного учасника в рішення поставлених завдань і правильність точок зору на проблему.
2. Визначення кінцевого рівня індивідуальних навчальних досягнень учнів проводиться викладачем за питаннями тестових завдань. Конверти із завданнями для команд представлені в додатку А.

3.3. Використання тестових завдань і генетичних задач із популяційної генетики як засіб ефективного контролю знань учнів

З огляду на те, що матеріальна база багатьох шкіл не дозволяє проводити повномасштабні генетичні експерименти, що ілюструють генетичні закономірності, і кількість навчальних годин, що відводяться для вивчення курсу генетики, є не дуже великим, а також те, що рівень підготовки в середній школі надзвичайно гетерогенний, слід визнати, що на даному етапі розвитку середньої школи найбільш адекватним і таким, що дає гарні результати при вивченні курсу генетики є вирішення учнями генетичних задач і виконання тестових завдань.

За умінням розв'язувати генетичні задачі можна оцінити загальний рівень підготовки школярів з біології, їх вміння логічно мислити, оперативно застосовувати отримані знання.

Застосування тестових завдань дозволяє швидко та ефективно перевірити рівень засвоєння програмного навчального матеріалу. Перевагами застосування тестових завдань на уроках з популяційної генетики є:

- можливість визначити генетичну структуру популяції. Знаючи генетичну структуру, можна прогнозувати захворюваність людей в цій популяції, а також розрахувати потребу в лікарських засобах;
- встановити характер успадкування ознаки, що вивчається. Якщо зустрічальність особин з різними генотипами відповідає закону Харді-Вайнберга, то це свідчить про моногенність досліджуваної ознаки;
- дозволяє вивчити закономірності мутаційного процесу і оцінити внесок мутаційного процесу в генетичну структуру популяцій. Це стає особливо актуальним, коли зростає вплив різноманітних мутагенних чинників навколишнього середовища;
- оцінити роль спадковості і середовища у виникненні хвороб зі спадковою схильністю. У генетично однорідних популяціях, що мешкають в різних екологічних умовах, зустрічальність деяких захворювань може бути різною;
- вивчити вплив спадкових факторів і факторів середовища в створенні фенотипічного поліморфізму (різноманітності) людства за багатьма ознаками;
- визначити напрямок і оцінити внесок міграційних процесів в генетичну структуру сучасних популяцій людей;
- визначити напрямок і оцінити внесок природного добору в генетичну структуру людських популяцій.

Нині виникає необхідність розробки практико-орієнтованих творчих завдань. Для цього застосовується метод ситуаційного аналізу - кейс-

завдання, який дає можливість застосувати теоретичні знання на практиці, досліджувати альтернативні варіанти виходу з ситуації, розвивати аналітичні здібності.

Для визначення рівня генетичних завдань можна запропонувати наступні характеристики:

Перший рівень - застосовується для закріплення генетичних понять, законів і феноменів, коли для виконання завдання потрібно лише точне знання формулювань законів, визначень генетичних термінів, теми, наприклад, визначення частоти виникнення домінантного гена в тій чи іншій популяції, якщо дана частота рецесивного гена.

Другий рівень - використовується найчастіше; на цьому рівні учень повинен не тільки знати генетичні закони і поняття, а здатний оперувати ними, міркувати, робити висновки. Закріплення генетичних законів і понять через рішення генетичних задач є найкращим способом формування довгострокових і осмислених знань з генетики.

Третій рівень - сприяє розвитку елементів творчого евристичного мислення, так як для отримання адекватної відповіді потрібно неординарний погляд на алгоритм їх вирішення, потрібні несподівані, приховані прийоми, тобто подібні завдання не є типовими, часто застосовуються на олімпіадах.

Четвертий рівень - «проблемні» завдання, тобто такі, в умовах яких ставиться та чи інша проблема, можливі шляхи вирішення якої слід запропонувати учню. При цьому пропонується широкий вибір творчого підходу до вирішення завдання. Часто такі задачі не мають однозначної відповіді. У подібних завданнях нерідко моделюється ситуація наукового дослідження, тому такі завдання застосовуються для формування наукового мислення.

Використання сучасних інформаційно-комунікаційних технологій дозволяє значно розширити формат проведення інтелектуальних заходів. Дедалі більшого поширення набувають інтернет-олімпіади. На

олімпіадах з біології можна використовувати завдання з генетики, структуровані за трьома видами: завдання першого рівня представлені у вигляді тестів на встановлення відповідності та послідовностей, завдання другого рівня представлені у вигляді серії тверджень, серед яких треба визначити вірні і невірні; завдання третього рівня припускають визначення учнями термінів на основі наведених формулювань (визначень).

Таким чином, застосування інноваційних технологій навчання сприяє формуванню основних складових компетентності, тобто знання, практичних навичок, розвитку творчого мислення в учнів, підвищення їхніх комунікативних навичок, покращує аналітичні здібності та навички презентацій, публічних виступів. Оскільки тема представляє складність для сприйняття ліцеїстами, вважаємо доцільним у навчанні використовувати інноваційну технологію під час проведення інтерактивного заняття з теми «Елементарні процеси еволюції. Генетико-демографічна структура херсонської популяції». Навчальний матеріал розглядається на конкретних прикладах динаміки складових популяційно-генетичної структури, визначається напрямок потоку генів у херсонській популяції та прогнозуються його генетичні наслідки.

ВИСНОВКИ

1. Факторами зміни генетико-демографічної структури популяції, які впливають на динаміку її генетичної структури, є дія природного добору, міграційні процеси, зміна генетично ефективної чисельності, статеві-вікової структури, дія випадкового інбридингу та аутбридингу.
2. Скорочення чисельності популяції може призвести до зниження її пристосованості і підвищення величини генетичного тягаря. Чим більшою є частка мігрантів та відмінність генофондів мігрантів та корінних жителів, тим більших генетичних змін набуватиме структура урбанізованої популяції.
3. Демографічна ситуація в місті Херсоні характеризується відносно швидкими темпами депопуляції, що може суттєво вплинути на її популяційно-генетичну структуру та репродуктивний потенціал.
4. Особливістю динаміки генетико-демографічної структури херсонської популяції є те, що оновлення генофонду відбувається в умовах майже повної відсутності зовнішньої шлюбної іміграції і зростання частоти внутрішньо популяційних міжетнічних шлюбів.
5. Генетична структура популяції населення Херсона відрізняється від раніше вивчених українських міських популяцій за сполученням факторів популяційної динаміки та генетичної структури (високий рівень еміграції, слабка генетична підрозділеність, невелика етнічна шлюбна асортативність).
6. Рівень генетичної гетерогенності підтримується завдяки збільшенню частки міжетнічних шлюбів (з 34,5% до 51,5% протягом двох поколінь) і зниження шлюбної асортативності за національністю, що призводить до збільшення внутрішньої популяційної генетичної різноманітності. За останні роки генетичний внесок моноетнічних українських подружніх пар у генофонд популяції поступово зменшується при одночасному

посиленні потоку генів від росіян, татар, кавказців (переважно чоловіків).

7. Оскільки тема представляє складність для сприйняття ліцеїстами, вважаємо доцільним у навчанні використовувати інноваційну технологію під час проведення інтерактивного заняття з теми «Елементарні процеси еволюції. Генетико-демографічна структура херсонської популяції». Навчальний матеріал розглядається на конкретних прикладах динаміки складових популяційно-генетичної структури, визначається напрямок потоку генів у херсонській популяції та прогноуються його генетичні наслідки.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 431 с.
2. Атраментова Л.А. Брачная структура харьковской популяции по национальности и месту рождения. *Генетика*. 1991а. Т. 27, № 4. С. 737–745.
3. Васильева Л.И. Динамика генетико-демографической структуры населения Курской области. Миграционные процессы. *Генетика*. 2002. Т. 38, № 4. С. 546–533.
4. Галич С.Р. Епідеміологічні аспекти вроджених вад розвитку в Південному регіоні України. *Актуальні питання педіатрії, акушерства та гінекології*. 2015. № 1. С. 111-115.
5. Горпинченко М. Ю., Атраментова Л. О. Здатність показника Ір розрізняти українські популяції регіонального рівня. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2015. Т. 16. С. 192–196.
6. Животовский Л.А. Интеграция полигенных систем в популяциях. М.: Наука, 1984. 183 с.
7. Кабузан В.М. Заселение Северного Причерноморья (Новороссии) в XVIII веке. (1719—1795 г.). Советская этнография. 1969. №6. С.30-41.
8. Кабузан В.М. Народы России в XVIII веке: численность и этнический состав. М.: Наука, 1990. 256 с.
9. Клаг У. С., Каммингс М. Р. Основы генетики. Москва : Техносфера. 2009. 896 с.
10. Курбатова О.Л. Городские популяции: возможности генетической демографии (миграция, подразделенность, аутбридинг). *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2006. Т.10, №1. С. 155-188.
11. Лакин Г.Ф. Биометрия (статистика). М.: Высшая школа, 1990. 352 с.

12. Лановенко О.Г. Шлюбно-міграційна структура херсонської популяції та її динаміка за період зміни поколінь. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2016. Випуск 74. С. 88-96.
13. Лановенко О.Г., Дорошенко В.В. Використання методів активного навчання під час викладання генетики / О.Г. Лановенко, В.В. Дорошенко // *Пошук молодих* : матер. Всеукр. студентської наук.-практ. конф. [“STEM – освіта як напрям модернізації методик навчання природничо-математичних дисциплін у середніх і вищих навчальних закладах”]; м. Херсон, 21-22 квітня 2017 р. Херсон : ПП Вишемирський В.С., 2017. Вип. 17. С. 201-202.
14. Лановенко О.Г. Динаміка чисельності населення півдня України як один із параметрів зміни генетико-демографічної структури популяцій. *Природничий альманах. Біологічні науки: Збірник наукових праць*. Херсон, 2012. С. 156-165.
15. Лановенко О.Г. Динаміка індексу ендогамії та рівня міжетнічних шлюбів в умовах скорочення ефективно-репродуктивного об'єму районних популяцій Херсонщини. *Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія*. 2014. Вип. 21, № 1112. С.34-64.
16. Лановенко Е.Г. Влияние отдельных параметров генетико-демографической структуры на отягощенность популяций врожденной патологией. *Природничий альманах. Біологічні науки: Збірник наукових праць*. Херсон, 2017. С. 56-67.
17. Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978. 403 с.
18. Рычков Ю. Г., Балановская Е. В. Этническая генетика: Соотношение адаптивной и нейтральной генетической дифференциации этносов // *Генетика*. 1990. Т. 26, № 3. С. 541–549.

19. Тимченко О.И. Генетические процессы в популяциях: возможности адаптации населения к окружающим условиям. *Довкілля та здоров'я*. 2014. № 3(70). С. 4-9.
20. Тютенко А. А., Вилькер А. Л., Ищук М. Л., Беляева Л.В. Национально–брачная структура популяций Харьковской области. *Вісник проблем біології і медицини*. 1999. № 12. С. 26–29.
21. Чорний С.М. Національний склад населення України в ХХ сторіччі / С.М. Чорний. - К.: ДНВП "Картографія". 2001. 88 с.
22. Хендрик Ф. Генетика популяций. Москва : Техносфера, 2003. 592 с.
23. Bittles A.H. Consanguineous marriage: current global incidence and its relevance to demographic research (research report). Population Studies Center: University of Michigan, 1990. 11 p.
24. Cavalli-Sforza L.L., Bodmer W. F. The genetics of human populations. San Francisco: Freeman and Co, 1971. 959 p.
25. Dipierri J., Rodriguez–Larralde A., Alfaro E., Scapoli C., Mamolini E., Salvatorelli G., Caramori G., De Lorenzi S., Sandri M., Carrieri A., Barra I. A study of the population of paraguay through isonymy. *Annals of Human Genetics*. 2011. Vol. 75, № 6. P. 678–687.
26. Dipierri J., Rodriguez–Larralde A., Barra I., López Camelo J., Gutiérrez Redomero E., Rodriguez A., Ramallo V., Bronberg R., Alfaro E. Random 142 inbreeding, isonymy, and population isolates in Argentina. *Journal of Community Genetics*. 2014. Vol. 5, № 3. P. 241–248.
27. Edge M. D., Rosenberg N.A. Implications of the apportionment of human genetic diversity for the apportionment of human phenotypic diversity. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Science*. 2015. Vol. 52. P. 32–45.
28. Ishchuk M.L., Utevskaia O.M. Genetic demographic analysis of western krainiian populations: the marriage structure of populations from the

Khmel'nitskii oblast with respect to ethnicity and birthplace. *Russian Journal of Genetics*. 2004. Vol. 40, № 8. P. 926–931.

29. Lanovenko O. Structural organization of the Kherson region population system and its transformation under influence of marriage migration. *Природничий альманах. Біологічні науки. Вип.24.* Херсон: ПП Вишемирський, 2017. С.73-81.

30. Lanovenko O., Fomina J. The frequency and structure of congenital malformations in rural populations of southern Ukraine and the role of genetic and demographic factors in their distribution. *JMBS*. 2020. Vol.5(1). P. 343–347.

31. Nei M. *Molecular population Genetics and evolution*. North-Holland American Elsevier. 1975. 288 p.

32. Patterson N., Price A.L., Reich D. Population structure and eigenanalysis. *PLoS Genetics*. 2006. № 2. P.190.

33. Rudan I. Effects of inbreeding, endogamy, Genetic admixture and outbreeding on Human Health. *Croatian Medical Journal*. 2006. Vol. 47. P.601- 610.