

Зоонози як фактор еволюції, динаміки популяцій та видоутворення

Ігор Євстаф'єв¹, Ігор Загороднюк²

¹Кримська республіканська санепідстанція (Сімферополь)

²Національний науково-природничий музей НАН України (Київ)

¹ e-mail: zoeco@gmail.com; ² e-mail: zoozag@ukr.net

EVSTAFIEV, I., ZAGORODNIUK, I. Zoonoses as factor of evolution, population dynamics, and speciation. — The role of zoonoses in changes of animal populations and communities is considered. The analysis was carried out using examples of population dynamics of small mammals distributed in the Crimean Peninsula, under the influence of the main zoonoses common for this territory, in particular tularaemia, leptospirosis, Marseille fever, viral tick-borne encephalitis, Ixodes tick-borne borreliosis, Crimea-Congo fever, KU fever, HFRS, and many others. Such data were analysed according to databases on the state of small-mammal populations and zoonoses common in these populations, obtained by original studies over the past 40 years. The role of zoonoses as factors of evolutionary changes in populations of small mammals is considered, in particular as a factor of mortality leading to significant reductions in population numbers and fragmentation of species ranges, as well as factors determining co-evolution of pathogens, vectors (arthropods), and small-mammals as hosts. Both groups of factors lead to the formation of population diversity due to changes in character variability and the formation of new characters associated with adaptations to zoonoses.

Постановка проблеми

Серед факторів еволюції та видоутворення найчастіше називають зміни середовища та мутаційні процеси, що провокують та закріплюють зміни в ознаках популяцій. Такі процеси є типовими складовими еволюційних змін. Проте серед факторів еволюції значну роль відіграють зміни у міжвидових взаєминах, у т.ч. впливи хижацтва, конкуренції, паразитизму тощо (Бигон *et al.* 2008 та ін.). Такі зміни, як вважається, лише модифікують популяційні показники, зокрема норму реакції, активність, темпи росту й розмноження, ширину трофічних і просторових ніш, морфологічну й генетичну мінливість, екоморфологічні дистанції.

Проте такі взаємодії можуть бути й фактором еволюції, провокуючи зміни ефективних розмірів популяцій, фрагментацію ареалів, ефекти пляшкового горла та засновника, колонізацію та експансію, інші явища, що ведуть до еволюційних змін та видоутворення. Зоонози є чинником, який може суттєво пришвидшувати мікроеволюційні процеси, «зрізаючи» значну частину мінливості, провокуючи зміни частот ознак, знищуючи проміжні форми, порушуючи клінальну мінливість, формуючи гігауси, закріплюються в популяціях рідкісні генотипи. Крім того, зоонози як фактор смертальності можуть форму-

вати ефекти стабілізаційного добору, зрізаючи найбільш крайні класи варіативних рядів мінливості за кожною з вагомих ознак.

Цю працю, власне, присвячено опису явних впливів зоонозів на популяції і ймовірних впливів на мікроеволюційні процеси. Аналіз проведено на прикладі дрібних ссавців, що є активними учасниками зоонозів і одночасно є однією з найбільш еволюційно змінних груп тварин, для яких властиві високі рівні таксономічної диференціації.

Завдяки попередньому досвіду авторів у нашому розпорядженні є значний масив даних про зоонози дрібних ссавців Криму, на прикладі яких далі розглянуто зміни в популяціях та можливі їхні еволюційні ефекти.

1. Паразитологічна частина

1.1. Основні поняття і термінологія

Зооноз — природно-вогнищева (осередкова) інфекція, поширена в популяціях диких тварин, яка за сприятливих умов може передаватися людині та свійським тваринам (Гоц *et al.* 2007). Природне вогнище — це територія, у межах якої здійснюється циркуляція збудника без внесення його зовні. Тобто, у межах цієї ділянки збудник зберігається необмежено тривалий час у по суті пригніченому або скритному стані, але за сприятливих умов, зокрема при зростанні чисельності або міграційної активності тварин, він може поширюватися на значні, до цього вільні від збудника, території. Дика фауна багата на природні інфекції, які можуть стати джерелом зараження свійських тварин та людей (Kruse *et al.* 2004).

У різних частинах розглянутого нами регіону в природних умовах функціонує велика кількість зоонозів (Алексеев *et al.* 1996*a-b*, Маркешин *et al.* 1992). Найбільш вивченими з них є: туляремія, лептоспіроз, марсельська лихоманка, вірусний кліщовий енцефаліт, іксодовий кліщовий бореліоз, лихоманка Крим-Конго, лихоманка-КУ, ГЛНС (геморагічна лихоманка з нирковим синдромом), іерсиніоз, сказ, гранулоцитарний анаплазмоз людини, моноцитарний ерліхіоз людини, пташиний грип та ін. (Евстафьев 2001, 2017; Товпинец & Евстафьев 2003; Evstafiev & Tovpinets 2020).

Для розуміння місця зоонозів у структурі біоти необхідно оцінювати її ієрархічну структуру. Так, у межах Криму при епізоотологічному моніторингу розрізняють дві макроекосистеми, або природні зони: рівнинну степову та гірсько-лісову¹. У межах кожної існують мезоекосистеми, або біогеоценози. Будь-яка мезоекосистема включає дві злиті в одне ціле одиниці: екоотп (утворений ґрунтом і атмосферою) та біоценоз, який являє собою структуровану сукупність видів рослин, грибів, тварин та мікроорганізмів, що формують

¹ Інколи в окрему зону виділяють передгірний Крим, або зону куєстових гряд, а також південно-бережжя. Ці два виділи особливо важливі при аналізі рослинного покриву і частково безхребетних (надто комах), проте мікротеріофауна не формує виразного самостійного комплексу.

екологічну єдність продуцентів органіки та консументів (Емельянов 1999; Разумовський 1999; Цветков 2003).

Кожний біогеоценоз включає безліч різноякісних і різнорозмірних екосистем нижчих рівнів (Шульц 1967; Одум 1986). Найважливіша властивість біогеоценозів — їхня здатність до саморегуляції, тобто підтримки оптимальної структури угруповань та оптимальної чисельності популяцій шляхом обмеження масового розмноження всіх видів. Основною стабільності біогеоценозів є різноманітні форми взаємовідносин видів, зокрема й мутуалізм, коменсалізм, паразитизм, хижацтво (Контримавичус 1982; Брудастов 1985; Рубцов 1985).

З них паразитизм є надзвичайно поширеним у природі, і число видів паразитичних тварин становить до 20 % від загального їх числа (Догель 1962; Price 1980). Тільки вірусів, за оцінками фахівців, існує понад 100 млн видів, а бактерій — близько 1,5 млн видів, і на сьогодні описано не менше 250 патогенних для людини бактерій (Curtis & all. 2002; Schloss & Handelsman 2004; Talaro & Chess 2017). При цьому будь-який паразит здатний реалізувати свої життєві функції тільки у складі екопаразитарної системи, тим самим впливаючи на неї. Все це засвідчує надзвичайну роль паразитарних взаємодій у динаміці та еволюції популяцій та угруповань.

1.2. Паразитоценоз та природне вогнище

При проведенні зоолого-екологічних та епізоотологічних досліджень необхідно розрізняти такі поняття як: паразитоценоз і природне вогнище інфекції. Якщо паразитоценоз (синекологічна паразитарна система) охоплює всіх членів елементарних паразитарних екосистем, що функціонують у конкретному біогеоценозі, то до складу природного вогнища входять члени тільки тих елементарних паразитарних екосистем, які безпосередньо пов'язані з популяцією збудника осередкової інфекції.

Паразитоценоз конкретного біогеоценозу може містити безліч природних вогнищ, що залежить від різноманітності популяцій збудників природно-вогнищевих інфекцій в його біотопі. При цьому межі будь-якого природного вогнища дуже динамічні як у просторі, так і в часі, що залежить від поєднання безлічі різних факторів, як біотичних, так і абіотичних, які впливають на співчленів природного вогнища.

Саме з цієї причини межі природного вогнища часто не збігаються з межами конкретного паразитоценозу, і частіше за все, вони охоплюють території (біотопи) декількох або багатьох біогеоценозів. Тому природне вогнище в просторовому плані — поняття ширше, ніж паразитоценоз; з іншого боку, в рамках конкретного біогеоценозу члени природного вогнища є складовою паразитоценозу, як його екопаразитарна система.

Щоби розуміти роль природно-вогнищевих зоонозів як фактору динаміки популяцій тварин та чинника їхньої еволюції, необхідно розглянути особливості функціонування природно-вогнищевих екопаразитарних систем.

1.3. Природне вогнище інфекції

Вчення про природні зоонозні інфекції сформульоване Е. Н. Павловским (1964), воно є одним із найважливіших розділів паразитології та екології в цілому (Павловский 1960; Литвин & Коренберг 2003).

В основі будь-якого природного вогнища перебуває популяція збудника, яка є специфічним компонентом його зоопаразитарної екосистеми (Коренберг 1983, 2003; Литвин & Коренберг 1999). Популяція збудника в такому осередку неоднорідна (Беклемишев 1959): окремі її частини можуть населяти різні середовища: гостальну (організми теплокровних), векторну (організми членистоногих переносників), «позаорганізмову» — ґрунт, водойми, рослини (Литвин 1983а). Роль кожної з них у збереженні збудника в різних умовах, в різні сезони і роки може помітно відрізнятися.

Другою складовою екопаразитарної системи є хранителі збудника, які є його резервуаром (хребетні, в нашому випадку дрібні ссавці), і переносники — різні членистоногі кровосисні ектопаразити (для трансмісивних природних вогнищ). І оскільки носії і переносники збудника не є специфічними для природного вогнища, то вони можуть ставати співчленами інших паразитарних екосистем, що існують паралельно (Литвин & Коренберг 2003).

Всі компоненти природного вогнища пов'язані між собою трофічними та іншими біологічними зв'язками, що забезпечують самовідтворення і саморегуляцію чисельності партнерів екопаразитарної системи в певних просторово-часових межах (Балашов 1991). Межі природного вогнища визначає ареал збудника інфекції, який своєю чергою залежить від ареалів основних хранителів та переносників збудника.

В основі функціонування природних вогнищ лежить епізоотичний процес — тобто процес безперервної взаємодії популяції збудника з популяціями його природних господарів і зовнішнім середовищем, що забезпечує існування збудника, а циркуляція збудника — це лише певна фаза епізоотичного циклу (Kogenberg 1982; Коренберг 1983). Епізоотичний процес складається з послідовних епізоотичних циклів, кожен з яких включає фазу резервації і фазу епізоотичного поширення (циркуляції) збудника. Тому, дискретність епізоотичного процесу в наземних екосистемах може бути обумовлена або резервацією збудника, або його періодичною циркуляцією поза даною паразитарною системою (Kogenberg 1989). Тому будь-який ланцюг циркуляції збудника (епізоотичний ланцюг) — кінцевий, він неминуче обмежений у часі та просторі (Baltazard 1964; Солдаткин & Иванов 1980 та ін.).

Функціонування природних вогнищ різної етіології залежить від багатьох факторів, серед яких на території Криму вирішальне значення належить:

1) сезонним абіотичним факторам, 2) сезонній і багаторічній динаміці чисельності ссавців (як резерватів збудників) і кровосисних членистоногих (як переносників і зберігачів збудників).

Саме ці чинники обумовлюють циркуляцію збудника серед членів природного вогнища зоонозу.

Найбільш вивченими є сезонні (внутрішньорічні) періоди, обумовлені приходом холодного зимового сезону, що призводить до деактивації членистоногих ектопаразитів і сезонного переривання циркуляції збудників більшої трансмісивних зоонозів. Багаторічні міжепізотичні періоди можуть тривати роками, а іноді й десятиліттями. Їхня причина часто криється в багаторічних циклах динаміки чисельності ссавців (як основних резерватів збудників), що найчастіше обумовлено дією абіотичних факторів.

Розглянемо мікромамалії як ключовий структурний і функціональний компонент багатьох природних вогнищ зоонозних інфекцій (Овчаров & Евстафьев 2012; Євстаф'єв 2017).

2. Теріологічна частина

Ця частина праці присвячена опису динаміки популяцій та угруповань дрібних ссавців як активних учасників зоонозів, що проаналізовано нами на прикладі теріофауни Криму. Головна її мета — показати коливання рівнів чисельності дрібних ссавців як учасників зоонозів, залежно від сезонів, років, природної зональності, а також активності зоонозів, які є одним із факторів її подальших різких спадів.

2.1. Ссавці як резервуари збудників природно-вогнищевих зоонозів

Фауна наземних ссавців представлена в Криму двома комплексами: степовим і гірсько-лісовим (Євстафьев 2015, 2016). Степовий комплекс за видовим складом і структурою є продовженням фауни степової зони України. Гірсько-лісовий комплекс характеризується острівним типом, а більшість поширених тут видів ссавців представлені ізольованими популяціями (Євстафьев 2012). Саме така ізольованість і надає унікальності місцевим зоонозам. На карті поширення центрів біорізноманіття гірсько-кримський осередок є одним із найбільш виразних в Україні (Загороднюк 2004a).

З дрібних ссавців основними хранителями збудників більшості зоонозів на території Кримського півострова є миші (хатня і курганцева), мишаки (уральський, степовий, жовтогрудий), полівки (гуртова та алтайська), хом'ячок сірий, землерийки (білозубки мала і білочерева, мідія мала), а також пацюки (сірий і чорний), хом'як звичайний, ховрах малий. Важливу роль резервуарів деяких інфекцій можуть відігравати й інші тварини, надто зайці, лисиці, еноти, вовки, шакали, свині, сарни, олені.

Найважливішим показником, що характеризує популяції дрібних ссавців Криму і відіграє вирішальну роль у функціонуванні природно-вогнищевих екопаразитарних систем, служить динаміка їхньої чисельності.

2.2. Зміни чисельності мікромамалій

Колівання чисельності у популяціях дрібних ссавців є своєрідними «хвилями життя», які мають як сезонну (періодичну), так і несезонну природу

(Дулицкий *et al.* 1997; Товпинец & Евстафьев 2010). Чим більша амплітуда таких коливань, тим виразніша й пульсація меж популяцій.

Для аналізу теріокомплексів нами використано матеріали з двох баз даних епізоотологічних досліджень, що проводилися зоологами Кримської противірусної станції (1980–1999 рр.) та біологами Кримської СЕС (1984–2019 рр.), узагальнені авторами. Загалом за 40 років відпрацьовано 667'060 пастко/ночей і зловлено 69'066 особин дрібних ссавців 13-ти видів².

Попри такий багатий зоологічний матеріал, отримані екологічні дані не дозволяють робити повноцінний аналіз чисельності мікромамалій, що пов'язано з нерівноцінними обсягами лову в різних природних зонах Криму (рис. 1)³. Аналогічно до цих обсягів змінювалася й кількість здобутих тварин (рис. 2). На основі цього матеріалу отримано наступні дані щодо багаторічної динаміки чисельності мікромамалій (рис. 3).

При аналізі динаміки чисельності мікромамалій (рис. 3) необхідно вносити корективи в такі трактування, враховуючи обсяги відловів (рис. 1–2)⁴. Аналіз багаторічних змін відносної чисельності мікромамалій (рис. 3, з урахуванням зазначеної неповноти даних за окремі роки) показує, що динаміка чисельності на території всієї степової зони має подібні характеристики. Це рівною мірою стосується обох степових районів, різних за рядом біотичних та абіотичних характеристик: рівнинним Кримом і Керченським півостровом. Це може свідчити про подібні причини, що впливають на функціонування степових екосистем.

Звертає на себе увагу факт майже рівних значень індексу трапляння мікромамалій у всіх чотирьох зонах (див. рис. 1–2): при середньому для всього масиву даних індексі 10,35 % за зонами він варіював від 10,13 % в передгір'ях до 10,55 % на Керченському півострові. Невисокими є й масштаби перепаду сумарної чисельності мікромамалій: мінімальні значення індексу трапляння лежать в межах 3–5 %, а максимальні — 13–16 %. Звісно, що у стосунку до окремих видів такі перепади були набагато більшими.

Як приклад, відносна чисельність білозубки малої, найпоширенішого виду комахоїдних, коливалася від нульових значень на рік у 1984 та 2001 роках (попри великі обсяги виставлених пасток), до 299 (у 1997 р.) та 211 екз. (в 1999 р. (на приблизно ті самі обсяги ловів) (табл. 1). В окремі роки цей вид переходить із числа відсутніх в уловах у домінуючі позиції, тобто чисельність змінюється не в рази, а в сотні разів, а в окремих місцезнаходженнях

² До цієї праці (по суті до цієї бази даних) не увійшли гризуни, яких обліковують іншими способами лову — пацюки, тушкани, хом'яки, ховрахи, сліпачки.

³ Для наочності цих даних (рис. 1 та 2) графік розірвано по межі «2001 р.», щоби збільшити масштаб його правої частини, дані на якій отримано при помітно зменшеному обсязі пасток.

⁴ Так, пік чисельності мікромамалій у 2004 році в горах визначався вибірковістю лову: в той рік було виставлено тільки дві лінії пасток (225 шт.) і в місцях з численними норами і активними гризунами (що вимагали задачі). Тому ці дані не можна екстраполювати як на весь 2004 рік і на весь гірський Крим. Аналогічні результати отримано при аналізі піку чисельності в передгірській зоні у 2006 р., через що загальний індекс трапляння зріс на 3,1 %.

трапляється у 25–38 % пасток. Такі перепади чисельності засвідчують їхній значний еволюційний ефект. Аналогічні результати можна навести і для багатьох інших видів землерийок та гризунів.

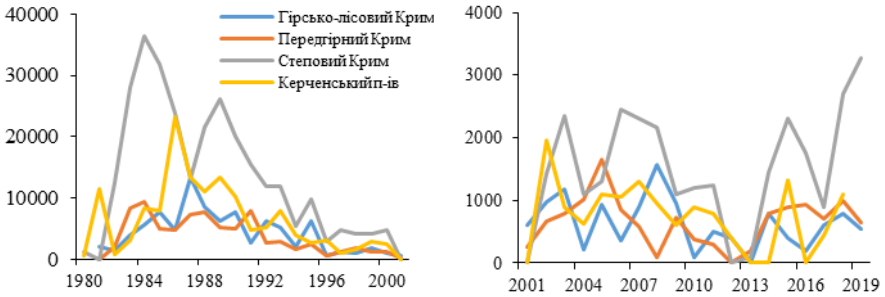


Рис. 1. Кількість пасток, виставлених у різних природних зонах за роками.

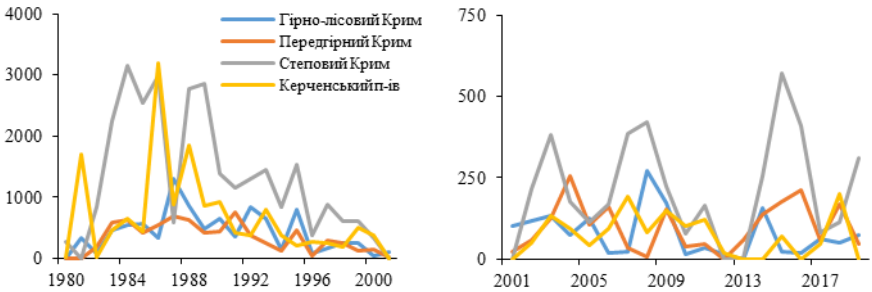


Рис. 2. Кількість звірят, здобутих на пастки, у різних природних зонах за роками.

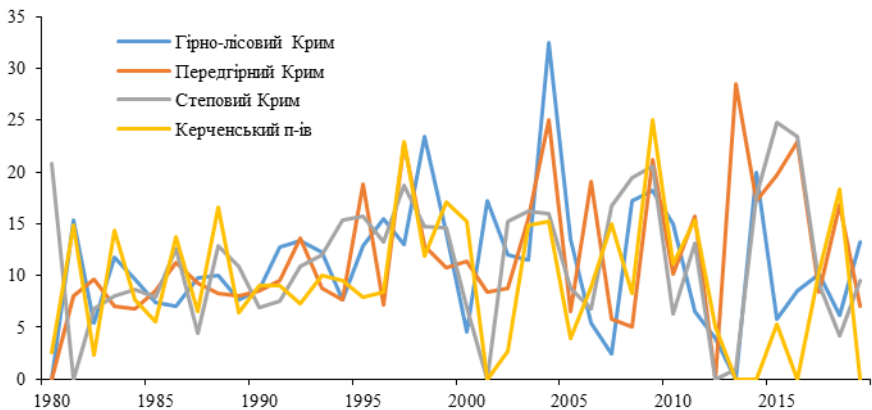


Рис. 3. Багаторічна динаміка чисельності мікромамалій за природними зонами.

Таблиця 1. Приклади з оцінками відносної чисельності (екз./100 п./діб) білозубки малої (*Crocidura suaveolens*) у степовій зоні Криму за 28 років спостережень (чисельник — кількість і частка років з відповідним значенням, знаменник — роки)

Частини ареалу	Депресія (0–0,20)	Низка (0,21–0,99)	Середня (1,00–1,99)	Висока (2,00–2,99)	Дуже висока (3,00–8,74)
Керченський півострів	8 (28,6 %): 1984–1985, 1989, 1993– 1996, 2002	7 (25,0 %): 1986–1987, 1997, 2004–2005, 2008, 2011	3 (10,7 %): 1983, 1988, 1990	4 (14,3 %): 1991–1992, 1998, 2007	6 (21,4 %): 1999–2000, 2003, 2006, 2009–2010
Рівнинний Крим	8 (28,6 %): 1984–1987, 1990, 1994, 2000, 2002	13 (46,4 %): 1983, 1988–1989, 1991–1993, 1995, 2003–2006, 2009– 2010	5 (17,9 %): 1996, 1998– 1999, 2007– 2008	1 (3,6 %): 2011	1 (3,6 %): 1997

Аналіз динаміки чисельності *Crocidura suaveolens* — виду, який значною мірою виконує роль санітара серед мікромамалій, часто поїдаючи загиблих, в тому числі й від хвороб, дрібних ссавців, — показав її значні перепади в окремі роки. Так, у 1994 р. цей вид на Керченському півострові цей вид знаходився в стані глибокої депресії (0,09 екз./100 п./діб); за наступні два роки його чисельність зросла у 10,6 разів, а в 1997 р. вона вже становила 8,74 екз. на 100 п./діб, або в 97,1 рази більше, ніж у 1994 р. У наступні три роки чисельність цієї землерийки коливалася на високому рівні (2,7–4,3 екз./100 п./діб) і тільки в 2002 р. вона знову впала майже в 60 разів у порівнянні з максимумом, до 0,15 екз./100 п./діб. На цей рік приходиться і максимум позитивних результатів на носійство збудників зоонозів серед мікромамалій, що може свідчити про тісний зв'язок чисельності гризунів та землерийок із активністю природних вогнищ зоонозів.

У зв'язку із сезонністю розмноженні більшості видів дрібних ссавців значну роль в ході їхньої популяційної динаміки та оцінках цієї динаміки відіграє фактор сезону. Сезонні зміни відносної чисельності мікромамалій показано на рис. 4. Із цих даних видно, що мінімальна чисельність популяцій мікромамалій найбільша в осінні місяці, знижується за зиму й досягає мінімуму до середини весни. Після цього чисельність дрібних ссавців починає зростати внаслідок розмноження перезимувалих особин.

І тільки у степових районах, де основні місця перебування гризунів — це агроценози, їхня чисельність продовжує знижуватися й на початку літа. Тут на полях і в природних рослинних угрупованнях гризунам випадає «облаштуватися» тільки до середини літа, а пік розмноження тут відбувається на час дозрівання зернових та інших культур. Середньо-багаторічний розмах змін сезонної чисельності тут не перевищує *двократної величини*. Відносна чисельність мінімальна (7,5 %) на Керченському півострові навесні, а максимальна — восени у передгір'ях (14,1 %).

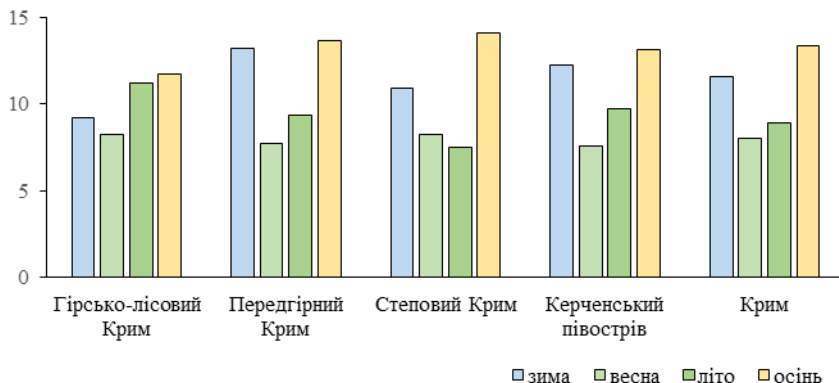


Рис. 4. Сезонні зміни відносної чисельності дрібних ссавців за природними зонами. Вісь ординат — відносна чисельність мікромамалій, екз. на 100 пастко/ночей.

Багатолітні спостереження за динамікою чисельності мікромамалій у межах Кримського півострова показали відсутність чітких багаторічних циклів, які не мають правильної періодичності, так само як і чітко виражених максимумів та мінімумів. Все дуже мозаїчно. На нашу думку, це пов'язано з вираженою мозаїчністю біотопів та природних екосистем в цілому, та невеликими їх площами, а також сильним антропогенним пресом. Виражені періоди «великих хвиль», можуть спостерігатися одночасно тільки на великих просторах з подібними природними умовами, що трапляється в інших регіонах (Кучерук *et al.* 1979).

Окрім кліматичних факторів, на популяційні цикли дрібних ссавців впливають, у доповнення до їхніх трофічних взаємодій у системі «хижак-жертва», також численні зоонози, які можуть суттєво змінювати хід популяційної динаміки. І ще одним суттєвим фактором є те, що практично всі види мають тут межі ареалів, а популяційні процеси на межах ареалів завжди підвладні низці інших впливів, оскільки види знаходять зону свого оптимуму лише в окремих мозаїчно розташованих місцезнаходженнях, умови в яких не стабільні через малі їх розміри й суттєві впливи суміжних біотопів.

Таким чином, провідне значення для динаміки чисельності мікромамалій відіграють кліматичні умови, природно-ландшафтна структура біоценозів та функціонування на їх території різних зоонозних інфекцій.

2.3. Динаміка активності природних вогнищ зоонозів

Судити про активність вогнищ і стан популяцій збудників зоонозів можна за кількома показниками, серед яких головними є: 1) зараженість носіїв і переносників збудниками зоонозів; 2) наявність антигену збудника туляремії в кісткових рештках дрібних ссавців з пелеток хижих птахів.

Збудники інфекційних захворювань постійно циркулюють у популяціях дрібних ссавців й істотно впливають на динаміку чисельності мікромамалій, виступаючи в ролі регулювального чинника. З досліджених серологічними методами 24424 особин дрібних ссавців антитіла до туляремії були виявлені у 554 екз. (2,3 %), ієрсиніозу — 223 екз. (0,9 %), лептоспірозу — 149 екз. (0,6 %), псевдотуберкульозу — 51 екз. (0,2 %). Ці показники кратно вищі в активних вогнищах, де збудники циркулюють постійно. За межами вогнищ (особливо стацій переживання збудника), сліди діяльності збудника реєструються значно рідше, під час розлитих епізоотій та після їх згасання.

Туляремія — найбільш вивчена природно-осередкова інфекція. Найбільш сприйнятливими до туляремії є полівки, землерийки та зайці. Середня зараженість дрібних ссавців у Криму за 40-річний період спостережень становить близько 2,3 % (за даними серологічних досліджень на антитіла туляремії в крові дрібних ссавців). Максимальна зараженість збудниками туляремії зареєстрована для полівки алтайської (7,8 %), білозубки білочервої (7,2 %), миші курганцевої (5,2 %), полівки гуртової (5,2 %), білозубки малої (4,9 %). Численні факти виявлення антигену туляремійного мікроба в pelletках хижих птахів (надто сов) свідчать про циркуляцію збудника туляремії на значній частині півострова (Алексеев *et al.* 1996b).

Очевидно, що такі цифри є усередненими за багато років. Якщо оцінювати втрати популяцій від зоонозів на рівні 5–7 %, то це незрівнянно менше від впливів хижацтва або погонних умов. Проте якщо порівнювати такі дані з вибірками з вогнищ, а вогнища можуть досягати великих розмірів (розлиті епізоотії), то цифри є вищими. Так, за оцінками для сходу України для туляремії рівень розвитку зоонозу становить 3 %, проте у місцях виявлення вогнищ її реєструють у 10–15 % особин (Коробченко 2006); у випадку з лептоспірозом оцінки становлять до 1 % в середньому для регіону і 20–25 % особин у вогнищах, тобто різниця сягає 50 крат (Коробченко 2006). За даними О. Зорі, на Харківщині зараженість нориці рудої (*Myodes glareolus*) на ГЛНС становить 4,8 % від всіх обстежених особин цього виду і 67,0 % від всіх заражених дрібних ссавців (Зоря 2015).

У межах кожного природного вогнища частка тварин, заражених збудниками зоонозів, змінюється в широкому діапазоні, що залежить від багатьох причин, тому їх розміщення по території носить яскраво виражений агрегований характер. Тому виявити такі агрегації тварин, які є по суті центрами (стаціями) переживання збудником несприятливих умов якогось року або сезону, — дуже складно. Наведені в таблиці 2 окремі приклади показують, наскільки високою (до 30–45 %) може бути зараженість тварин збудниками зоонозних інфекцій в конкретному біотопі.

Із даних, наведених у таблиці 2, видно, що тварини, спіймані на одній обліковій лінії, можуть одночасно бути членами екопаразитарних систем різних зоонозів. Тобто один і той самий гризун може бути носієм збудників кількох різних зоонозів, завдяки чому на різних територіях функціонують різні за складом і числом учасників *мікст-інфекційні* вогнища.

Таблиця 2. Ступінь зараженості тварин зоонозними інфекціями на окремих облікових лініях (приклади з високими рівнями залучення в зооноз)

Адміністративний район	Зона	Пастки	Тварин (екз.)		Зоонозна інфекція			
			Всього на лінії	З них позитивних	Туляремія	Іерсініоз	Лептоспіроз	Псевдотуберкульоз
Сімферопольський	гори	100	45	40	0	34	6	0
Бахчисарайський	гори	200	70	25	23	0	2	0
Бахчисарайський	гори	50	25	19	19	0	0	0
Бахчисарайський	гори	50	23	19	18	0	1	0
Ленінський	керч п-ів	100	23	18	6	10	0	2
Нижнегорський	степ	50	22	15	15	0	0	0
Советський	степ	75	23	13	8	2	3	0
Бахчисарайський	гори	100	29	13	0	12	1	0
Красноперекпський	степ	100	26	12	0	4	1	7
Красноперекпський	степ	100	14	12	0	5	2	5
Бахчисарайський	гори	100	17	12	0	6	3	0
Советський	степ	75	26	12	4	4	3	1
Красноперекпський	степ	50	25	10	8	2	0	0
Ленінський	керч п-ів	100	47	10	8	0	2	0
Ленінський	керч п-ів	75	39	10	6	4	0	0

У даному випадку вивчали носійство чотирьох інфекцій, а їх циркулює в популяціях диких тварин напевно більше. Наявність значної кількості збудників різних зоонозів напевно негативно впливає на чисельність мікромамалій.

Звісно, дрібні ссавці не тільки є носіями, але й хворіють на ці інфекції, і тому й помирають. Це призводить до значних змін у природних циклах популяційної динаміки. Понад те, це може призводити до вимирання значної частки особин, чим провокуватиме суттєві зміни у багатьох ознаках та частотах їх виявлення, як морфологічних, так і генетичних.

На думку ряду дослідників, зниження чисельності диких тварин, викликане паразитами, стає все більш поширеним явищем і може становити значний ризик для існування їхніх природних популяцій (Pedersen *et al.* 2007). Понад те, зростає й роль у динаміці популяцій мікромамалій і емерджентних інфекцій, тобто нових зоонозів, раніше не діагностованих у відповідних регіонах, надто через розвиток транспорту (Евстафьев 2020).

Також важливо відмітити виражені хвилі чисельності ще двох видів ссавців з ряду гризунів, з групи немишовидих, яких, на жаль, ми мало досліджували з огляду на участь в зоонозах, — хом'яка звичайного (*Cricetus cricetus*), якого аналізували лише час від часу, та вивірку телеутку (*Sciurus vulgaris exalbidus*), яка до лабораторії не потрапляла. Ясно, що ці види так само задіяні в зоонози, проте не здобуваються на стандартні пастки.

Чисельність хом'яка була дуже високою в 1998–1999 роках, і їх можна було зустріти майже в кожному селі, на полях, в лісополосах та містах степового та передгірного Криму, коли вони наносили суттєву шкоду сільськогосподарським культурам. У цей час ареал хом'яка в Криму був майже суцільний. Але весною-влітку 2000 року, із незрозумілих нам причин, цей вид перестав зустрічатися майже скрізь, а його ареал враз став дуже мозаїчним, з рідкісними і малочисельними локальними поселеннями. З глибокої депресії чисельності вид почав виходити тільки у середині 2010-х років, досягнувши максимуму в 2019–2020 роках, проте вже в 2021 р. знову став досить рідкісним (напр., в Сімферопольському р-ні). Аналогічні піки чисельності в Криму відмічені авторами і для місцевої вивірки телеутки. Максимуми її чисельності прийшлися на 1984–1986 рр. та 1997–1998 рр., коли вид зустрічався майже скрізь, не тільки в природі, а й в населених пунктах далеко за межами гірсько-лісового Криму (напр., в лісонасадженнях Керченського півострова на берегах Казантипської затоки). Повністю чисельність вивірки не відновилася й тепер. Причини таких різких спадів чисельності не встановлені; це можуть бути як природно-кліматичні, так і епізоотичні фактори.

Смертність звірків залежна від багатьох факторів: несприятливих метеумов, діяльності хижаків, поширення хвороб. Із відомих захворювань найбільш істотне значення як фактор смертності для полівок і деяких інших дрібних ссавців мають *епізоотії туляремії*. Їхньою особливістю є те, що туляремійні епізоотії можуть мати як локальне поширення, так і охоплювати великі території. У Криму, зазвичай, найбільш активні вогнища туляремії на території Керченського п-ва, звідки вони «розливаються» під час розлитих епізоотій і на суміжні території степового Криму (Кіровський, Советський та Нижньогірський р-ни).

Є безсумнівна залежність інтенсивності епізоотії від рясноти полівок (а в окремі роки також і миші курганцевої та білозубки малої), але не кожний, хай навіть високий, підйом їхньої чисельності супроводжується широким поширенням інфекції в Криму. Аналогічні закономірності відмічали і для інших регіонів в межах ареалу туляремії (Кучерук *et al.* 1979).

3. Еволюційна складова

3.1. Особливості груп, що є активними учасниками зоонозів

Ключовими впливами, які можуть здійснювати зоонози на популяції й угруповання дрібних ссавців (і загалом видів, залучених до зоонозів), є такі.

1) Значні коливання чисельності мікромамалій, які суттєво перевищують межі варіювання значень, що очікуються від впливів хижих тварин (напр. сов, лисиць тощо), тобто з моделей «хижак-жертва», через те, що смертність від зоонозів може суттєво перевищувати втрати популяцій від хижацтва. В окремі роки і в окремих популяціях, як показують фактичні дані, частка залучених (хворих, приречених) особин мікромамалій може сягати значних величин: розрахунки на основі наведених в табл. 2 прикладів показують, що така

частка в межах представленої вибірки ($n = 15$) становить в середньому 58 %, а п'ятірка максимальних серед них значень — 76–89 %.

2) Існує майже функціональна залежність між кількістю інфікованих особин дрібних ссавців і чисельністю їхніх популяцій (Наглов 2014). Це засвідчує визначну роль зоонозів у «зрізанні» піків чисельності дрібних ссавців, коли смертність фактично визначається такою інфекцією. Зооноз як регулятор чисельності по суті стає для всіх видів, що мають високий потенціал розмноження, стримувальним фактором їхнього популяційного росту. Серед таких видів нашої фауни, це, насамперед, види з родів *Microtus* (поза Кримом також *Myodes*), *Mus*, *Sylvaemus* (поза Кримом також *Apodemus*).

3) Найбільші показники видового багатства так само характерні для названих груп — представників підродини щурові (Arvicolinae) та родини мишеві (Muridae). Як приклад, у фауні України щурових відомо 15 видів, а мишевих — 10 видів, що становить 47 та 31 % від загального видового багатства мишовидих гризунів (32 види Murgoidea). У розглянутому тут кримському сегменті таксономічного різноманіття ті самі родини є типовими і найбільш характерними для всіх типів угруповань: фактично в кожному з них на домінантних позиціях є хоча б один із видів зі складу згаданих у попередньому пункті *Microtus*, *Sylvaemus* та *Mus*.

4) Як показують кримські приклади і загалом приклади з мікротеріофауни приморських областей, практично всі види в цьому регіоні мають межі свого поширення і в низці випадків представлені ізольованими популяціями, з високим рівнем морфологічної окремішності. Чимало з них формують тут самостійні підвиди, як гірськокримські, так і нижньодніпровські або приазовські, як от *Microtus obscurus iphigeniae* Heptner, *Microtus socialis nikolajevi* Ognev, *Microtus levis ponticus* Zag., *Sylvaemus uralensis baessleri* Dalh, *Sylvaemus tauricus* (s. str.) Pallas, *Sylvaemus witherbyi falzfeini* Mez. et Zag., *Spalax arenarius* Reshetnik, *Scirotopoda telum falzfeini* Brauner, *Sorex pusillus dahli* Zag., *Neomys anomalus mokrzeckii* Martino тощо.

5) Для ізольованих популяцій мікротеріофауни, особливо локалізованих у гірській зоні, характерна ектопаразитофауна кровосисних членистоногих (блохи, гамазові та іксодові кліщі), яка в своїй основі також являється специфічною, з ізольованими ареалами. Тому в Криму функціонують зоонози, які включають два основних членів — хазяїна та переносника збудників, із характерними для них генофондами, які певною мірою відрізняються від таких у основних популяцій, завдяки географічній ізоляції протягом багатьох тисячоліть. Аналогічно, популяції збудників деяких зоонозів, також представлені ізольованими популяціями і тому мають свої характерні риси.

6) Якщо ми порівнюємо рівні хромосомної диференціації видів з рівнями залученості в зоонози, взявши для кращої статистики всю фауну гризунів України, то закономірності будуть такими самими: ховрахи (4 види, всі цитогенетично диференційовані), полівки роду *Microtus* (s. lato) (8 видів, всі цитогенетично диференційовані), на рівні груп видів так само високо диференційовані за каріотипами групи (роди, підродини і надвиди) з родин Muridae,

Soricidae, Cricetidae. Тобто, всі групи мікромамалій, які активно залучені в зоонози, демонструють високі рівні цитогенетичної диференціації і таксономічного багатства.

7) Групи, на динаміку популяцій яких зоонози впливають найбільше, — на рівні регіональної фауни це види, що формують агреговані поселення, колонії, сезонні скупчення. Такими, насамперед, є полівки, надто гуртові, а до певної міри й із групи «звичайних», а також миші, надто миші курганцеві. Ще одну групу активну формують білозубки, які нерідко полюють на полівок, поїдають їхні трупи та займають їхні гнізда. Власне, саме цей набір видів і відмічений вище як найбільш активно залучена група видів у зооноз туляремії: у всіх них середній багаторічний рівень залученості в зооноз туляремії становить 4,9–7,8 %.

3.2. Ключові фактори сприяння еволюційним змінам

Зоонози є суттєвим фактором існування популяцій, який впливає на них і змінює їхню життєздатність. Ключовими впливами, який здійснюють зоонози на популяції ссавців, що залучені в такі вогнища, є такі три.

1) Сильні перепади і спади чисельності, які можуть сягати 10–20 і більше крат і які стають у такому разі потужними еволюційними факторами, що ведуть до зміщень частот ознак, інших проявів ефектів засновника, надто в умовах існування ізольованих або частково ізольованих популяцій та популяцій, що існують на краях видових ареалів.

Коливання чисельності популяцій («хвилі життя») є одночасно характеристикою популяцій та потужним фактором змін у популяціях (Іванов *et al.* 1938); вони сприяють змінам концентрації різних генотипів і впливають на інтенсивність і спрямованість добору. Власне, із цим пов'язано явище «дрейфу генів», тобто зміни частот алелей з часом в силу випадкових причин (Purves *et al.* 2003; Karesh *et al.* 2012). Різке зниження чисельності популяції внаслідок розвитку зоонозу (як й інших факторів) веде до скорочення спадкової мінливості та перенесення в наступне покоління лише певних варіантів ознак, набір яких може суттєво відрізнитися від їх набору і частот у вихідній (до спалаху інфекції) популяції. Процес видоутворення може бути саме результатом подібних мікроеволюційних змін у системах мінливості, хоча деякі нечисленні популяції мають вкрай низьку мінливість, що добір фактично не змінює їх (Altizer *et al.* 2003).

2) Можливість (зокрема після пікових активностей зоонозів і викликаной ними популяційної депресії) швидкого відновлення чисельності й подальших експансій із заселенням нових територій та поширенням нових ознак або їхніх комбінацій, відповідно до моделі ампліфікованої концепції виду та видоутворення (Загороднюк 2004b).

Очевидно, в історії багатьох видів мала місце одночасна дія багатьох факторів, як з ефектами засновника (надто у полівок, ховрахів, мишівок), так і неодноразових скорочень ареалів і нових вселень на нові для виду ділянки й

у нові регіони (надто у мишаків, землерийок, сліпаків). Окремі з моделей з прикладами та реконструкціями стосовно близьких видів дрібних ссавців розглянуто нами окремо (Zagorodniuk 2019). Загалом сума доступних даних і реконструкції засвідчують, що регіон Східної Європи є постійним полігоном еволюційних змін дрібних ссавців, в історії яких завжди присутня епідеміологічна компонента і чергуються періоди значних скорочень ареалів і нових експансій (Zagorodniuk 2005). У результаті цього сформувалися географічно і цитогенетично диференційовані популяції багатьох груп ссавців, представлених у регіоні серіями аловидів, відмінних за ареалами, морфологією, хромосомними числами тощо (Zagorodniuk 2005, 2019b).

3) Вимирання (часом кількаразове) географічно проміжних форм у системі популяцій, що набули відмінностей внаслідок ізоляції, ефектів засновника та пляшкового горла, що складають основу моделей географічного видоутворення шляхом подрібнення і диференціації материнського виду (Майр 1974). Такий процес є найбільш очевидним, а тому й, очевидно, найбільш поширеним способом видоутворення, і він напевно мав місце і в ланцюгу популяцій дрібних ссавців дослідженого нами регіону, як у складі степового, так і лісового фауністичних ядер.

Для сучасного стану природних екосистем характерне таке явище, як дроблення видових ареалів на відокремлені й відносно нечисленні популяції. Це може вестися до вимирання як окремих популяцій, так і цілих видів, що ми і спостерігаємо зараз унаслідок низки причин, а надто антропогенних змін середовища. У світовому масштабі дикі ссавці зараз переживають справжню хвилю вимирання, а багато видів, що знаходяться під загрозою зникнення, представлені фрагментованими й нечисленими популяціями (Woodroffe 1999; Purvis *et al.* 2000; Cardillo *et al.* 2005).

Останнє може підвищувати сприйнятливість тварин-господарів до збудників інфекційних захворювань (Lyles & Dobson 1993; McCallum & Dobson 1995; Pedersen *et al.* 2007). Тому інфекційні захворювання, викликані збудниками зоонозів, можуть викликати значне скорочення популяції диких тварин (Roelke-Parker *et al.* 1996; Daszak *et al.* 1999; Leroy *et al.* 2004; Pounds *et al.* 2006), що є додатковим фактором, який підвищує ризик стохастичного вимирання диких тварин (Woodroffe 1999; Daszak *et al.* 1999).

3.3. Коеволюційні процеси

Формування і функціонування природно-вогнищевих екосистем іде коеволюційний шляхом, тобто шляхом спільної еволюції всіх біологічних видів, які залучені в екопаразитарній системі.

Темпи розвитку еволюційних процесів, що відбуваються з різними членами природних вогнищ, мають значні відмінності. Безсумнівно, що процеси еволюції патогенів ідуть незрівнянно швидше, ніж їхніх хазяїв та векторів, або переносників інфекцій (тобто членистоногих паразитів і хребетних хазяїв). Еволюція інфекційних хвороб іде постійно і в різних напрямках, з яких

можна виділити два: еволюцію відомих нозологічних одиниць і формування нових (Meslin 1992; Сидорчук 2012).

Збудники зоонозних інфекцій як природні співчлени екосистем мають селективний вплив на популяції хребетних та їхню еволюцію (Kogenberg 1982, 1989; Коренберг 1983, 1986; Литвин & Коренберг 2003). І хоча різні члени природного вогнища еволюціонують з різною швидкістю, але зміни, що зачіпають ознаки одного виду, закономірно ведуть до змін у іншого, що сприяє гомеостазу екосистем (Моисеев 1997, 1998).

Важливою особливістю кримських екопаразитарних систем є їхня тривала ізоляція, що є важливим фактором еволюції й видоутворення. Саме завдяки ізоляції в популяціях мікромамалій іде накопичення комплексу змін в усіх системах ознак — генетичних, біохімічних, екологічних, етологічних та інших. Це веде до набуття ними відмінностей, тобто до формування певного рівня окремішності, відокремленості від інших систем, суть чого детально розглянута нами в окремій роботі (Загороднюк 2019a).

Кожна популяція збудника генотипно і фенотипно гетерогенна за низкою ознак, а при пасируванні через теплокровних носіїв і членистоногих переносників нерідко стається посилення вірулентності патогенних бактерій (Kogenberg 1989; Литвин *et al.* 1998). Це пов'язано з клонально-селекційними процесами в популяції збудника, які забезпечують переважання окремих клонів, адекватних до конкретних умов екоїші (Беляков *et al.* 1987).

Нині рееструються зміни зоонозного потенціалу ряду хвороб, що обумовлено еволюційними й екологічними аспектами, а також появою нових збудників і нозологічних форм інфекційних хвороб на тлі глобальних змін біосфери (Проворова *et al.* 2019). Поява нових зоонозів має виражений еволюційний характер і є результатом зміни взаємин господарів і збудників (Meslin 1992). Останніми роками виникнення нових хвороб у різних популяціях тварин пов'язані з параміксовірусами (Paramyxoviridae), яких можуть резервувати кажани і гризуни. Такі інфекції можуть стати важливим фактором в еволюційних процесах, що змінюють сучасні екосистеми.

Резервуарами небезпечних інфекційних захворювань для диких ссавців можуть бути одомашнені тварини, яких утримують з високою щільністю особин, в умовах майже глобального поширення і нерідко в тісних контактах з природними екосистемами (Lafferty & Gerber 2002). Дикі ссавці піддаються високому ризику зараження новими для них паразитами від одомашнених форм, що включає й міжвидову передачу універсальних вірусів і бактерій (Pedersen *et al.* 2007; Li *et al.* 2005).

Звісно, хоча близько чверті видів ссавців перебувають під загрозою зникнення, паразити рідко є прямою причиною зникнення господаря в порівнянні з такими факторами, як втрата оселищ, мисливство чи впливи інвазивних видів (Wilcove *et al.* 1998; Purvis *et al.* 2000). Відомо, що паразити (в т.ч. інфекції) є причиною скорочення чисельності й загрозою вимирання близько 3-4 % тварин (Daszak *et al.* 2000; Lafferty & Gerber 2002; Smith *et al.* 2006). Проте ризику вимирання, викликані паразитами, можуть бути істотно недооцінені-

ми (Leendertz *et al.* 2006), що вимагає подальшого моніторингу зоонозів і оцінок їх впливів на популяції хребетних в цілому і людей зокрема (Armelagos & Dewey 1970).

Очевидно, що будуть виявлені і нові приклади швидких еволюційних змін в популяціях збудників інфекцій та їх жертв. Глобальні антропогенні зміни природних комплексів, розвиток транспорту, посилення ролі чужорідних видів і кліматичні зміни створюють для цього найсприятливіші умови.

Література

- Алексеев, А. Н., Л. А. Буренкова, И. С. Васильева, Е. В. Дубинина, С. П. Чунихин. 1996а. Функционирование очагов смешанных клещевых инфекций на территории России. *Медицинская паразитология и паразитарные болезни*, **4**: 9–16.
- Алексеев, А. Ф., В. И. Чирный, Л. М. Богатырева, [et al.]. 1996b. Особенности эпизоотий туляремии в Крыму. *Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунологии*, № 6: 28–32.
- Балашов, Ю. С. 1991. Значение идей В. Н. Беклемишева о паразитарных системах и жизненных схемах видов в развитии паразитологии. *Паразитология*, **25** (3): 185–195.
- Беклемишев, В. Н. 1956. Возбудители болезней как члены биоценозов. *Зоологический журнал*, **35** (12): 1765–1779.
- Беклемишев, В. Н. 1959. Некоторые вопросы эпидемиологии и эпизоотологии клещевого энцефалита. *Медицинская паразитология*, **28** (3): 310–318.
- Беляков, В. Д., В. Д. Голубев, Г. Д. Каминский, В. А. Тец. 1987. *Саморегуляция паразитарных систем*. Медицина, Москва, 1–240.
- Бигон, М., Дж. Харпер, К. Таунсенд. 1989. *Экология. Особи, популяції та сообщества. Том 2*. Мир, Москва, 1–477.
- Брудастов, А. Н. 1985. Вопросы стиля мышления в паразитологии. *Паразитоценология на начальном этапе: Труды II Всесоюзн. съезда паразитоценологов*. Наукова думка, Киев, 51–59.
- Гоц, Ю. Д., І. П. Колеснікова, Г. А. Мохорт. 2007. *Епідеміологія*. Асканія, Київ, 1–353.
- Догель, В. А. 1962. *Общая паразитология*. Изд-во ЛГУ, Ленинград, 1–464.
- Дулицкий, А. И., Н. Н. Товпинец, Н. Н. Щербак, А. А. Биркун, М. В. Юрахно, [et al.]. 1997. Млекопитающие. *Биоразнообразие Крыма: оценка и потребности сохранения*. Ред.: В. В. Корженевский, В. А. Боков, А. И. Дулицкий. Biodiversity Support Program, Симферополь, 54–57.
- Евстафьев, И. Л. 2001. Итоги двадцатилетнего изучения клещевого энцефалита в Крыму. *Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунологии*. Москва, № 2: 111–114.
- Евстафьев, И. 2012. Горно-лесной Крым как резерват изолированных популяций млекопитающих. *Теріофауна заповідних територій та збереження ссавців*. Упорядники: І. Загороднюк та З. Селюніна. Укр. теріол. тов-во, Гола Пристань, 54–55. (Серія: Novitates Theriologicae; Pars 8).
- Евстафьев, И. Л. 2015. Итоги тридцатилетнего изучения мелких млекопитающих Крыма. Часть 1. Введение, состав фауны, ареалы. *Праці Теріологічної школи*, **13**: 20–34.
- Евстафьев, И. Л. 2016. Итоги тридцатилетнего изучения мелких млекопитающих Крыма. Часть 2. Экология видов. *Праці Теріологічної школи*, **14**: 103–120.
- Евстафьев, И. Л. 2017. Итоги тридцатилетнего изучения мелких млекопитающих Крыма. Часть 3. Паразитофауна и эпизоотология. *Праці Теріологічної школи*, **15**: 111–135.
- Евстафьев, И. Л. 2017. Теріологічне дослідження: епізоотологічні аспекти (вступ до епізоотології). Облік ссавців: збір та обробка даних: зб. наук. пр. За ред. І. Загороднюка. УТТ та ННПМ НАН України, Київ, 18–32. (Серія: Novitates Theriologicae; Pars 10).
- Евстафьев, И. Л. 2020. Случайные и преднамеренные перемещения животных и возбудителей природно-очаговых инфекций на новые территории. *Хорологічні аспекти та знахідки раритетів*. УТТ та ННПМ НАН України, Київ, 145–154. (Серія: Novitates Theriologicae; Pars 11).
- Емельянов, И. Г. 1999. *Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем*. Институт зоологии НАНУ, Киев, 1–168. ISBN 966-02-1410-3.

- Загороднюк І. В. 2004a. Гірські регіони як зони найвищого видового багатства наземних хребетних України. *Ученые записки Таврического национального университета. Серия Биология, Химия*, **17** (56, № 2): 33–38.
- Загороднюк, І. В. 2004b. Біологічний вид як ампліфікована сутність: ознаки буферизації та механізми її зрушення. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, **14**: 5–15.
- Загороднюк, І. 2005. Біогеографія критичних видів ссавців Східної Європи. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, **17**: 5–27.
- Загороднюк, І. 2019a. Поняття виду в біології: аналіз сутностей. *Geo&Bio*, **18**: 77–117. <https://doi.org/10.15407/gb1807>
- Загороднюк, І. 2019b. Близькі види немишових гризунів у фауні України: відмінності, біогеографія, екоморфологія. *Theriologia Ukrainica*, **17**: 8–27. <http://doi.org/10.15407/pts2019.17.008>
- Зоря, О. 2015. Дрібні ссавці як основні носії збудників геморагічної гарячки з нирковим синдромом на території Харківської області. *Праці Теріол. Школи*, **13**: 87–90. <https://bit.ly/3wmGuld>
- Іванов, С. П., М. М. Левітт, С. М. Ємчук. 1938. *Масові розмноження тварин і теорії градацій*. Вид-во АН УРСР, Київ, 1–252.
- Контримавичус В. Л. 1982. Паразитизм и эволюция экосистем (экологические аспекты паразитизма). *Журнал общей биологии*, **43** (3): 291–302.
- Коренберг, Э. И. 1983. *Что такое природный очаг*. Знание, Москва, 1–64.
- Коренберг, Э. И. 1986. Методологические и общепаразитологические аспекты развития учения о природной очаговости болезней. *Вопросы природной очаговости болезней*. Алма-Ата, **14**: 12–24.
- Коренберг, Э. И. 2003. Клещевой энцефалит. *Природная очаговость болезней: исследования института Гамалеи РАМН*. Под ред. Э. И. Коренберга. Русаки, Москва, 35–63.
- Коробченко, М. 2006. Екологія природно-вогнищевих інфекцій за участю ссавців на Луганщині. *Праці Теріологічної Школи*, **7** (Теріофауна сходу України): 276–290. <https://bit.ly/2R4imo3>
- Кучерук, В. В., І. Л. Кулик, Т. Н. Дунаєва, А. Д. Бернштейн, Г. А. Корнеєв [et al.]. 1979. *Медицинская териология*. Под ред. В. Е. Соколова. Наука, Москва, 1–330. <https://bit.ly/2RoJY7K>
- Литвин, В. Ю. 1983. Популяционная экология возбудителей природно-очаговых инфекций: принципы, объекты, задачи. *Успехи современной биологии*, № 96 (1): 151–160.
- Литвин, В. Ю., А. Л. Гинцбург, В. И. Пушкарева, Ю. М. Романова, Б. В. Боев. 1998. *Эпидемиологические аспекты экологии бактерий*. Москва, 1–256.
- Литвин, В. Ю., Э. И. Коренберг. 1999. Природная очаговость болезней: развитие концепции к исходу века. *Паразитология*, **32** (3): 179–191.
- Литвин, В. Ю., Э. И. Коренберг. 2003. Природная очаговость болезней: развитие концепции к исходу века. *Природная очаговость болезней: исследования института Гамалеи РАМН*. Под ред. Э. И. Коренберга. Русаки. Москва, 12–34.
- Майр, Э. 1974. *Популяции, виды и эволюция*. Мир, Москва, 1–460.
- Маркешин, С. Я., С. Я. Смирнова, И. Л. Евстафьев. 1992. Оценка состояния природных очагов Крымской-конго геморрагической лихорадки в Крыму. *Журнал микробиологии*, № 4: 28–31.
- Моисеев, Н. Н. 1997. Козволюция природы и общества. Пути ноосферогенеза. *Экология и жизнь*, № 2–3: 7.
- Моисеев Н. Н. 1998. Еще раз о проблеме козволюции. *Экология и жизнь*, № 2: 24–28.
- Наглов, В. 2014. Значение видов мелких млекопитающих в эпизоотиях туляремии на территории Харьковской области. *Праці Теріологічної Школи*, **12**: 47–55.
- Овчаров, А., И. Евстафьев. 2012. Заповедные территории как центры очаговости природно-очаговых экосистем. *Теріофауна заповідних територій та збереження ссавців*. Укр. теріол. тов-во, Гола Пристань, 57–58. (Серия: Novitates Theriologicae. Pars 8).
- Одум, Ю, 1986. *Экология: в 2 томах*. Мир, Москва. Том 1: 1–328; Том 2: 1–376.
- Павловский, Е. Н. 1946. Основы учения о природной очаговости трансмиссивных болезней человека. *Журнал общей биологии*, № 7 (1): 3–33.
- Павловский, Е. Н. 1960. Современное состояние учения о природной очаговости болезней. В кн.: Е. Н. Павловский (ред). *Природно-очаговые болезни человека*. Медгиз, Москва, 6–40.
- Проворова, В. В., Е. И. Краснова, Н. И. Хохлова, [et al.]. 2019. Старые и новые клещевые инфекции в России. *Инфекционные болезни: новости, мнения, обучение*, **8** (2): 102–112.

- Разумовский, С. М. 1999. *Закономерности динамики биогеоценозов*: Избранные труды. КМК, Москва, 1–282.
- Рубцов, И. А. 1985. Симбиогенез и его значение для эволюции. Паразитоценология на начальном этапе. *Труды II Всесоюзного съезда паразитологов*. Наукова думка, Киев, 191–200.
- Сидорчук, А. А. 2012. Современные представления о зоонозах. *Российский ветеринарный журнал. Сельскохозяйственные животные*, 4: 6–7.
- Солдаткин, И. С., В. А. Иванов. 1980. Перспективы изучения природных очагов чумы. *Эпидемиология и эпизоотология чумы*. Саратов, 3–8.
- Сукачев, В. Н. 1945. Биогеоценология и фитоценология. *Доклады АН СССР*, 47 (6): 447–449.
- Товпинец, Н. Н., И. Л. Евстафьев. 2003. Природная очаговость зоонозных инфекций в Крыму: эпизоотологический и эпидемиологический аспекты. *Вопросы развития Крыма*, 15: 94–104.
- Товпинец, Н. Н., И. Л. Евстафьев. 2010. Распространение и динамика численности *Micromammalia* Крыма. *Праці Теріологічної школи*, 10: 95–106.
- Цветков, В. Ф. 2003. *Лесной биогеоценоз*. 2-е изд. Архангельск, 1–267.
- Чайка, С. Ю. 1998. Паразитизм — существование организмов в составе паразитарных систем. *Паразитология*, № 32 (1): 3–10.
- Шульц, Р. С. 1967. Паразитизм и его эволюция. *Чтения памяти академика Е. Н. Павловского*. Доклады... на I и II (1966–1967) ежегодных чтениях. Алма-Ата, 3–26.
- Altizer, S., D. Harvell, E. Friedle. 2003. Rapid evolutionary dynamics and disease threats to biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 18: 589–596.
- Armelagos, G. J., J. R. Dewey. 1970. Evolutionary response to human infectious diseases. *BioScience*, 20 (5) : 271–275. <https://doi.org/10.2307/1295204>
- Baltazard, M. 1964. La conservation de la peste en foyer invetere. *Med. et Hygiene*, № 22: 1–15.
- Calisher, Ch., J. E. Childs, H. E. Field [et al.] 2006. Bats: Important reservoir hosts of emerging viruses. *Clin. Microbiol. Rev.*, 19 (3): 531–545.
- Cardillo, M., G. M. Mace, K. E. Jones, J. Bielby, O. R. P. Bininda-Emonds, [et al.]. 2005. Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science*, 309: 1239–1241.
- Curtis, T. P., W. T. Sloan, J. W. Scannell. 2002. Estimating prokaryotic diversity and its limits. *Proceedings NAS of the USA*, 99 (16): 10494–10499.
- Daszak, P., L. Berger, A. A. Cunningham, A. D. Hyatt, D. E. Green, R. Speare. 1999. Emerging infectious diseases and amphibian population declines. *Emerging Infectious Disease*, 5: 735–748.
- Daszak, P., A. A. Cunningham, A. D. Hyatt. 2000. Emerging infectious diseases of wildlife — threats to biodiversity and human health. *Science*, 287: 443–449. doi: 10.1126/science.287.5452.443.
- Evstafiev, I., N. Tovpinets. 2020. Small mammals as reservoirs and vectors of yersiniosis pathogens (*Yersinia enterocolitica* and *Y. pseudotuberculosis*). *Theriolgia Ukrainica*, 19: 115–121.
- Karesh, W. B., A. Dobson, J. O. Lloyd-Smith, J. Lubroth, M. A. Dixon, [et al.] 2012. Ecology of zoonoses: natural and unnatural histories. *The lancet*, 380 (9857): 1936–1945. <https://bit.ly/35hg74g>
- Korenberg, E. I. 1982. Epizootic process in zoonoses from the viewpoint of population ecology. In: A. Lysenko (ed.). *Zoonoses Control. Issue 1*. Moscow, 36–43.
- Korenberg, E. I. 1989. Population principles in research into natural fatality of zoonoses. A. Yablokov (ed.). *Sov. Sci. Rev. F. Physiol. Gen. Biol.*, № 3: 301–351.
- Kruse, H., A. M. Kirkemo, K. Handeland. 2004. Wildlife as source of zoonotic infections. *Emerging infectious diseases*, 10 (12): 2067–2072. <https://doi.org/10.3201/eid1012.040707>
- Lafferty, K. D., L. R. Gerber. 2002. Good medicine for conservation biology: the intersection of epidemiology and conservation theory. *Conservation Biology*, 16: 593–604.
- Leendertz, F. H., G. Pauli, K. Maetz-Rensing, W. Boardman, C. L. Nunn, [et al.]. 2006. Pathogens as drivers of population declines: the importance of systematic monitoring in great apes and other threatened mammals. *Biological Conservation*, 131: 325–337.
- Leroy, E. M., P. Rouquet, P. Formenty, S. Souquière, A. Kilbourne, [et al.]. 2004. Multiple ebola virus transmission events and rapid decline of Central African wildlife. *Science*, 303 (5656): 387–390. <https://doi.org/10.1126/science.1092528>
- Li, W., Z. Shi, M. Yu, [et al.] 2005. Bats are natural reservoirs of SARS-like coronaviruses. *Science*, 310 (5748): 676–679.

- Lyles, A. M., A. P. Dobson. 1993. Infectious disease and intensive management: population dynamics, threatened hosts and their parasites. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, **24**: 315–326.
- McCallum, H., A. Dobson. 1995. Detecting disease and parasite threats to endangered species and ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**: 190–194.
- Meslin, F. X. 1992. Surveillance and control of emerging zoonoses. *World Health Statistics quarterly. Rapport Trimestriel de Statistiques Sanitaires Mondiales*, **45** (2-3): 200–207. <https://bit.ly/2Rop1tq>
- Pedersen, A. B., K. E. Jones, C. L. Nunn, S. Altizer. 2007. Infectious Diseases and Extinction Risk in Wild Mammals. *Conservation Biology*, **21** (5): 1269–1279. <https://bit.ly/3gfvws9>
- Pounds, J. A., M. R. Bustamante, L. A. Coloma, [et al.]. 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature*, **439**: 161–167.
- Price, P. W. 1980. *Evolutionary Biology of Parasites (Volume 15)*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1–256. ISBN: 9780691082578.
- Purves, W. K., D. Sadava, G. H. Orians, H. C. Heller. 2003. Genetic drift may cause large changes in small populations. *Life: The Science of Biology*. Sinauer Associates, Inc.; Sunderland, 468–469.
- Purvis, A., K. E. Jones, G. Mace. 2000. Extinction. *Bioessays*, **22**: 1123–1133.
- Roelke-Parker, M. E., L. Munson, C. Packer, R. Kock, S. Cleaveland, [et al.]. 1996. A canine distemper virus epidemic in Serengeti lions (*Panthera leo*). *Nature*, **376**: 441–445.
- Schloss, P. D., J. Handelsman. 2004. Status of the microbial census. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, **68** (4): 686–691. <https://doi.org/10.1128/MMBR.68.4.686-691.2004>
- Smith, K. F., D. F. Sax, and K. D. Lafferty. 2006. Evidence for the role of infectious disease in species extinction and endangerment. *Conservation Biology*, **20**: 1349–1357.
- Talaro, K. P., B. Chess. 2017. *Foundations in Microbiology*. McGraw-Hill Education, New York, 1–111. ISBN 978-1-259-70521-2.
- Willcove, D. S., D. Rothstein, J. Dubow, A. Phillips, E. Losos. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience*, **48**: 607–615.
- Woodroffe, R. 1999. Managing disease threats to wild mammals. *Animal Conservation*, **2**: 185–193.
- Zagorodniuk, I. 2019. Range dynamics in sibling species: facts and reconstructions for the mammal fauna of Eastern Europe. *Theriologia Ukrainica*, **18**: 20–39. <http://doi.org/10.15407/pts2019.18.020>

Резюме

ЄВСТАФ'ЄВ, І., ЗАГОРОДНЮК, І. Зоонози як фактор еволюції, динаміки популяцій та видоутворення. — Розглянуто роль зоонозів у змінах популяцій та угруповань тварин. Аналіз проведено із залученням прикладів динаміки популяцій дрібних ссавців, поширених на території Кримського півострова, під впливом основних зоонозів, характерних для цієї території, зокрема туляремії, лептоспірозів, марсельської лихоманки, вірусного кліщового енцефаліту, іксодового кліщового бореліозу, лихоманки Крим-Конго, лихоманки-КУ, ГЛНС та багатьох інших. Такі дані проаналізовано на основі баз даних про стан популяцій дрібних ссавців та поширених в них зоонозів, отриманих на підставі оригінальних досліджень протягом останніх 40 років. Розглянуто роль зоонозів як чинників еволюційних змін у популяціях дрібних ссавців, зокрема як фактор смертності, що веде до суттєвих скорочень популяційної чисельності і фрагментації видових ареалів, а також як чинників, що визначають коєволюцією збудників, векторів (членистоногих) та хазяїв з-поміж дрібних ссавців. Обидві групи факторів ведуть до формування різноманіття популяцій внаслідок змін мінливості ознак та формування нових ознак, пов'язаних з адаптаціями до зоонозів.