

АКАДЕМИЯ НАУК РЕСПУБЛИКИ КАЗАХСТАН  
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ

---

На правах рукописи

ЕРЖАНОВ Нурлан Тельманович

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ  
ТУШКАНЧИКОВ РОДА ALLASTAGA  
В КАЗАХСТАНЕ

Специальность: 03.00.08-Зоология

А в т о р е ф е р а т  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Алма-Ата—1992

Губокоуважливий  
Ахметбеков  
Розе Малмювие  
ой авиофа  
Розе  
24.11.92

Работа выполнена в Карагандинском государственном университете имени Е.А.Букедова

Научные руководители: кандидат биологических наук  
Шенброт Г.И.  
доктор биологических наук,  
профессор Бигалиев А.Б.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук  
Бекенов А.Б.  
кандидат биологических наук  
Толебаев А.К.

Ведущая организация – Казахский научно-исследовательский противочумный Институт

Защита состоится "25" декабря 1992 г. в 14 час.  
\_\_\_ мин. на заседании специализированного Совета К-008.17.01  
в Институте зоологии АН Республики Казахстан по адресу: 480032  
Алма-Ата, Академгородок, Институт зоологии АН Республики Казахстан.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института зоологии АН Республики Казахстан.

Автореферат разослан "25" ноября 1992 г.

Ученый секретарь специализированного  
совета, кандидат биологических наук

*Ахметбеков*

Ахметбекова Р.Т.

## ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Тушканчики являются одной из самых многочисленных групп грызунов в фауне Казахстана и играют важную роль в функционировании аридных биогеоценозов. В связи с этим тушканчики имеют значительное хозяйственное значение, во-первых, как вредители посевов и пастбищ, во-вторых, как кормовой объект некоторых пушных животных, в третьих, тушканчики могут вовлекаться в эпизоотии чумы, кожного лейшманиоза в природных очагах этих болезней, а также переносить ряд других инфекций опасных не только для животных, но и для человека и, наконец, эти грызуны являются своеобразными индикаторами опустынивания территории (Фенюк, 1928; Колесников, 1932, 1934; Афанасьев, 1959; Сабилаев, 1970 а; Мазин, 1973; Шенброт, 1980; Роговин, 1983; Канатов, Лобачев и др., 1985; Шайкенов, 1985 и др.).

В настоящее время накоплено уже довольно много данных по этой группе грызунов (Фенюк, 1928, 1929; Виноградов, 1937, 1948; Огнев, 1948; Сабилаев, 1967-1971, 1980, 1985 а,б; Фокин, 1969, 1978 а,б, 1984; Флинт, 1970, Мазин, 1970-1975, 1984, 1985; Бекенов, 1973, 1974, 1985, 1991; Бекенов, Мырзабеков, 1974, 1975, 1977; Бекенов, Исмагилов, 1977; Лобачев, Шенброт, 1972, 1973, 1976, 1977; Роговин, 1980, 1985, 1988; Шенброт, 1974-1982, 1984 а,б,в, 1988, 1990, 1991 и др.). Однако, некоторые стороны экологии тушканчиков остаются еще слабо изучены, в них много спорного, в том числе динамика численности, половозрастная структура популяций, особенности размножения. Сведения по многим вопросам экологии тушканчиков обитающих в Центральном Казахстане (Андрушко, 1952) вообще отсутствуют.

Наряду с изучением экологии тушканчиков немаловажное значение, особенно в систематическом и эволюционном отношении, имеет изучение цитогенетики тушканчиков. По цитогенетике этих грызунов существует ряд работ (Воронцов и др., 1969, 1971; Matthey, 1956; Meylan, 1968; Vorontzov et Malygina, 1973; Малыгин, Лобачев, 1985; Орлов, Яценко, 1985; Иваницкая, 1988; Малыгин, Яценко, 1988). Но, почти во всех этих работах исследовались рутинно окрашенные хромосомы, тогда как с применением современных методов дифференциального окрашивания они не были изучены. Кроме того, хромосомы центральноказахстанских подвидов тушканчиков до сих пор не были описаны.

В последнее время все большее внимание исследователей привлекает использование биосферных и модельных объектов для генетического мониторинга загрязнителей окружающей среды (Дубинин, Пашин, 1978; Лежвинчус, 1987; Худoley, 1990; Гилева и др., 1990 и др.).

Цель и задачи исследований. Целью нашей работы было получение новых данных по экологии и цитогенетике тушканчиков рода *Allactaga*. Исходя из этого были поставлены следующие задачи: 1. изучить в сравнительном аспекте более подробно экологические особенности малого тушканчика, большого тушканчика, тушканчика-Северцова, тушканчика-прыгуна, и в первую очередь такие основные черты экологии как биотопическое распределение и динамику численности, питание, норы и норную деятельность, половозрастную структуру популяций, размножение, особенности фауны акто- и эндопаразитов; 2. дать описание кариотипов изучаемых видов тушканчиков, в том числе с помощью современных методов окрашивания хромосом и на основании этого охарактеризовать хромосомные перестройки кариотипически обособившие эти формы; 3. изучить возможности использования соматических клеток представителей семейства *Allactagidae* в целях генетического мониторинга загрязнения окружающей среды.

Научная новизна. В работе собран и проанализирован материал по экологии 4-х видов тушканчиков рода *Allactaga*. Впервые проведены детальные исследования по изучению экологии центральноказахстанских популяций большого тушканчика и тушканчика-прыгуна. Впервые предпринята попытка сравнительной оценки экологии тушканчиков рода *Allactaga* в Казахстане. Проведен анализ динамики половозрастной структуры популяций этих грызунов, при этом особенности размножения описаны с учетом разновозрастных групп в популяции. Значительно пополнены данные по биотопическому распределению и динамике численности, питанию, норам и норной деятельности, фауне эндо- и экзопаразитов изучаемых видов тушканчиков. Кроме того, проведен сравнительный анализ хромосом этих грызунов и предпринята попытка характеристики кариотипической эволюции тушканчиков. Наряду с этим изучены возможности использования соматических клеток тушканчиков в оценке генетических последствий загрязнения окружающей среды и возможности применения отдельных видов тушканчиков в целях генетического мониторинга.

Практическое значение. Результаты проведенных нами исследований являются определенным вкладом в изучении экологии грызунов степных и аридных зон Казахстана и в методы сравнительно-экологического анализа. Полученные нами материалы по вопросам экологии тушканчиков могут быть применены при планировании противоэпидемических мероприятий в природных очагах чумы и других зоонозных инфекций и использованы при составлении кадастра животного мира Казахстана. Полученные в работе данные по цитогенетике могут иметь практическое значение в развитии работ по дальнейшему цитогенетическому изучению видов и при построении системы кариотипической эволюции тушканчиков и обсуждению филогенетических отношений. Выявление возможных биоиндикаторов загрязнения окружающей среды среди тушканчиков представляется важным в процессе разработки методов диагностики состояния популяций и выявления различных биосферных и модельных объектов для эколого-генетического мониторинга.

Апробация работы. Материалы диссертации доложены и обсуждены на заседаниях секции генетических аспектов проблемы "Человек и биосфера" МНПС при ГИНТ СССР (Ереван, 1987; Караганда, 1990), на II Всесоюзном совещании по тушканчикам (Нукус, 1988), на XIII-XIV научно-теоретических конференциях Карагандинского государственного университета (Караганда, 1988-1992), на V съезде Всесоюзного териологического общества АН СССР (Москва, 1990), на республиканской конференции "Животный мир Казахстана, его изучение, рациональное использование и охрана" (Алма-Ата, 1991).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 13 публикаций.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, изложенных на 141 странице машинописного текста, а также списка литературы, включающего 377 наименований, из которых 31 на иностранных языках. Работа содержит 40 рисунков и 28 таблиц.

## ГЛАВА I. Обзор литературы

В главе приведены данные о систематическом положении и распространении изучаемых видов тушканчиков рода *Allactaga*: малого (*A. elater* Lichtenstein, 1825), большого (*A. major* Kerr, 1792), Северцова (*A. severtzovi* Vinogradov, 1925), прыгуна (*A. sibirica* Fors., 1778).

## ГЛАВА 2. Районы работ, материал и методики исследований.

В главе приведены краткие физико-географические описания Центрального Казахстана и Северо-Восточных Кызылкумов.

Материал собран во время экспедиционных работ в 1985-1991 гг. в составе экспедиций Карагандинского государственного университета, а также на базе Кызыл-Ординской противочумной станции. Всего проделано 1035 км автомобильных и пеших учетов, отработано свыше 20 тыс. ловушко-ночей. Добыто и вскрыто для определения состояния генеративных органов 1676 тушканчиков 8 видов, из них тушканчиков рода *Allactaga* 1356 особей (455 малых тушканчиков, 119 больших тушканчиков, 132 тушканчиков Северцова и 650 тушканчиков-прыгунов). Из тушканчиков других видов было 166 мохноногих тушканчиков, 142 тарбаганчика, 9 тушканчиков Лихтенштейна, 3 емуранчика.

При учете численности тушканчиков мы пользовались в основном, двумя методиками - ночными маршрутными учетами и отловом тушканчиков на учетных линиях крупными давилками и капканами № 0. Ночной маршрутный учет велся в свете фар автомашин, а также на пешем маршруте в свете фонаря "Эмитрон" с батареей на 12 Вт (Казанцева, Фенюк, 1937; Тарасов, 1959; Лобачев, Шенброт, 1973).

Все отловленные тушканчики очесывались на эктопаразитов, взвешивались, с них снимались основные промеры. После этого зверьки вскрывались для определения состояния генеративных органов (Новиков, 1953). Анализ гистологической структуры яичников, семенников и их придатков проводили по общепринятой методике (Заварзина и др., 1954; Евгеньева, 1983).

Состав диеты тушканчиков определяли путем анализа содержимого желудков (Шенброт, Потапова, 1982). Всего было исследовано 246 желудков малого тушканчика, 20 большого тушканчика, 45 желудков тушканчика Северцова, 37 тушканчика-прыгуна.

В процессе полевых работ нами было раскопано и схематично зарисовано 116 нор малого тушканчика, 67 нор большого тушканчика, 43 норы тушканчика Северцова и 82 норы тушканчика-прыгуна, кроме того проводились визуальные наблюдения за процессом рытья нор у тушканчиков.

• Определение возраста у тушканчиков проводилось по ком-

бинированному методу Г.И. Шенброта (1980). Животные каждого вида были предварительно разбиты на возрастные группы по сумме высот коронок нижних коренных зубов (Смирнов и др., 1971). Затем у 5-7 тушканчиков из каждой выделенной группы возраст был определен по числу слоев в цементе корней второго нижнего коренного зуба (Клевезаль, 1988).

В процессе работы с экто- и эндопаразитами применялись общепринятые методики (Скрябин, 1924; Иоф, Тифлов, 1954; Брегетова, 1956; Сенотрусова, 1987).

Хромосомные препараты тушканчиков получены по стандартной методике из костного мозга с предварительным колхицинированием и гипотонической обработкой (Ford, Hamerton, 1956; Графодатский, Раджабли, 1988). При анализе хромосом определялось число хромосом (2n) и число хромосомных плеч (NPa), у части аутосом и половых хромосом определены относительная длина и центромерный индекс (Matthey, 1954; Воронцов, Малыгина, Раджабли, 1971).

Цифровые данные полученные в ходе исследований, подвергались статистической обработке по соответствующим рекомендациям (Лакин, 1980) с применением ЭВМ по специально составленным программам.

### ГЛАВА 3. Стациональное распределение и динамика численности. Образ жизни.

#### 3.1. Распределение по биотопам и динамика численности.

Тушканчиков рода *Allactaga* можно отнести к склерофилам, все они предпочитают достаточно плотные грунты (щебенистые, глинистые и суглинистые). Малый тушканчик в условиях Северо-Восточных Кызылкумов является самым распространенным и многочисленным видом тушканчиков, предпочитая биотопы с полынно-эфемерово́й и солянковой растительностью на плотных глинистых и суглинистых почвах, где численность этого вида бывает от 0,28 до 3,03 особи на I км автоучета. Малочисленен этот вид на крупных почти голых такырах с редкой солянковой растительностью - 0,09 особи на I км автоучета. Избегает мест с очень густым растительным покровом - 0,22 особи на I км автоучета. Излюбленным местом обитания и норения тушканчика Северцова

являются несколько рыхлые, глинисто-супесчаные почвы с полынно-эфемеровою растительностью, где его численность составляла 0,15-1,0 особей на 1 км автоучета. Этот вид часто встречается в разреженных кустарниках и в биргуново-полынных ассоциациях на плотных грунтах с проективным покрытием около 15% - 0,3-0,16 особей на 1 км автоучета. Низка его численность в полынно-элаково-кустарниковых ассоциациях закрепленных песков - 0,04-0,05 особей на 1 км автоучета.

Численность большого тушканчика в Центральном Казахстане была наивысшей в полынно-типчаково-спиреевых ассоциациях с растительным покровом средней разреженности на плотных суглинистых почвах - до 1,4 особи на 1 км пешего учета. Достаточно высокая численность зверьков отмечена в типчаково-ковыльном разнотравье с довольно густым травяным покрытием - 0,4 особи на 1 км пешего учета и типчаково-полынным разнотравье с разреженным растительным покровом на плотных щебенисто-глинистых грунтах - 0,5 особей на 1 км пешего учета. Численность тушканчика-прыгуна в Центральном Казахстане более высока на полынно-спиреевых ассоциациях с разреженным растительным покровом на щебенистых почвах - 2,2 особи на 1 км пешего учета, а также полынно-типчаково-спиреевых ассоциациях с разреженным растительным покровом на плотных глинистых и суглинистых почвах - от 1,3 до 1,8 особей на 1 км пешего учета. Часто прыгун предпочитает держаться вблизи редких кустов спиреи и караганы, а кое-где и возле зарослей кустарников.

Все исследуемые виды избегают рыхлых, песчаных почв, а также голых такыров, лишенных растительности с уплотненным грунтом, где им трудно копать норы. Относительная численность крупных видов рода увеличивается от весны к осени, пик численности приходится на июль, осенью наблюдается незначительный спад численности. У малого тушканчика пик численности приходится на осень. У тушканчиков, в отличие от других грызунов не отмечается резких скачков в динамике численности. При этом для крупных видов рода характерны 2-5 кратные годовые колебания численности, у малого тушканчика численность может испытывать 10-кратные колебания. На характер изменения численности тушканчиков влияют многие биотические и абиотические факторы и немаловажное значение имеют особенности размножения и погодные условия, последние определяют во многом вегетацию рас-



тельности, а следовательно и состояние кормовой базы. У тушканчика-прыгуна и малого тушканчика в регулировании численности участвует ряд внутривидовых механизмов. Основными являются лабильность возрастной структуры популяции и снижение плодовитости в годы высокой численности во всех возрастных группах ( $r=-0,28$  и  $r=-0,85$  соответственно по видам). Следует отметить, что в годы низкой численности, особенно в засушливые годы наблюдается переход зверьков с участков с разреженной растительностью на участки с более густым растительным покровом. Это связано с большим разнообразием и количеством кормов на этих участках. В оптимальных биотопах тушканчики могут достигать достаточно высокой численности.

### 3.2. Питание.

По характеру питания тушканчиков рода *Allactaga* можно отнести к группе со смешанным типом питания. Крупные виды рода - большой тушканчик, тушканчик Северцова и тушканчик-прыгун поедают все типы кормов примерно в равном соотношении, малый тушканчик в основном потребляет семена и зелень, а корневища и насекомых в очень малых количествах. В среднем, годовой спектр питания тушканчиков, судя по анализу содержимого желудков можно представить следующим образом: малый тушканчик - насекомые-27%, семена-54%, зелень-35% и корневища-9% ( $n=246$ ); большой тушканчик соответственно - 13%, 22%, 45% и 20% ( $n=20$ ); тушканчик Северцова - 17%, 32%, 26% и 26% ( $n=45$ ) и тушканчик-прыгун - 27%, 21%, 34% и 18% ( $n=37$ ). Самым потребляемым кормом у тушканчика-прыгуна и большого тушканчика в условиях Центрального Казахстана является зелень (34% и 45% содержимого желудков), у тушканчика Северцова и малого тушканчика в Северо-Восточных Кызылкумах являются семена - 32% и 47% соответственно. У всех изучаемых видов наблюдается изменчивость соотношения потребляемых кормов по сезонам. Весной основную роль в питании малого тушканчика играют семена эфемеров (62%), тушканчик Северцова в этот сезон поедает в основном подземные части растений (41%); летом по мере выгорания эфемеров в питании малого тушканчика преобладающим кормом становится зелень (62%), у тушканчика Северцова увеличивается в питании доля

насекомых (31%), другие корма поедаются им примерно в равном соотношении. К осени в питании малого тушканчика и тушканчика Северцова возрастает доля семян и зелени (54% и 35% у малого тушканчика и 53% и 23% у тушканчика Северцова).

У большого тушканчика в Центральном Казахстане весной (май) в пищевом рационе большое значение имеют корневища - 46%, насекомые и семена поедаются меньше (31% и 23%); летом (июль) исчезают из спектра питания корневища, появляются семена-36% и нарастает доля зелени-55%; к осени (сентябрь) доля насекомых падает до нуля, возрастает доля зелени (58%) и опять появляются в питании корневища (13%). У прыгуна в питании весной (май) преобладает зелень (47%), насекомые и корневища встречаются реже (22% и 30%), семена практически отсутствуют; летом (июль) возрастает доля семян (37%), уменьшается доля корневищ (4%); осенью (конец августа) все корма потребляются примерно в равном соотношении.

Относительная калорийность потребляемой пищи у тушканчика-прыгуна и большого тушканчика минимальна весной и увеличивается к середине лета, у тушканчика Северцова калорийность пищи увеличивается от весны к осени и у малого тушканчика она максимальна весной, затем к середине лета снижается и вновь увеличивается к осени. Максимальный вес содержимого желудка к концу ночи достигает у малого тушканчика-II г, у большого тушканчика-27,5г, у тушканчика Северцова-21,5 г и у тушканчика-прыгуна - до 17,7г.

### 3.3. Норы и норная деятельность.

Норы у исследуемых видов тушканчиков можно разделить на три основных типа по их функциональным особенностям: 1.временные или защитные; 2.постоянные норы, куда относятся и выводковые норы; 3.зимовочные норы.

Временные или защитные норы являются наиболее просто устроенными и они характерны в первую очередь для крупных видов рода - большого тушканчика, тушканчика Северцова и в меньшей степени для тушканчика-прыгуна, для малого тушканчика подобный тип нор не характерен. Такие норы служат для большого тушканчика и тушканчика Северцова временным убежищем на случай какой-либо опасности. Прыгун и малый спасаются от преследования благодаря способности к стремительному бегу. Для нор

подобного типа характерно наличие единственного идущего вглубь хода, вход в такие норы бывает открытым и обычно перед входом имеется вытоптанная и расчищенная зверьками дорожка - "разгон", длиной от 30 до 150 см (50-60 см). Количество таких нор может быть до 6-9 у тушканчиков Северцова и более 10 у большого тушканчика. В длину норы у большого тушканчика достигают до 70-120 см, у тушканчика-прыгуна от 50 до 77 см, у Северцова - до 130 см длины. В глубину соответственно - до 45-60; до 30-35; до 40-60 см. Такие норы не содержат гнездовых камер и дополнительных отнорков, кроме того для таких нор мало характерны запасные выходы. Эти норы имеют относительно крупное входное отверстие, вертикальный диаметр которого составляет у тушканчика Северцова - 10-12 см, у большого тушканчика - 10-13,5 см, а горизонтальный - 6-9 см и 7,0-9,5 соответственно.

Другой тип временных или защитных нор в основном характерен для молодых зверьков, хотя их могут рыть и взрослые животные, но в массе они появляются именно в период выхода молодняка из нор. Это очень простые по своему строению норы содержат обычно один ход, проходящий почти поверхностно и горизонтально и закрывающийся на светлое время суток земляной пробкой. Подобного типа норы очень длинные, отдельные норы у большого тушканчика и тушканчика Северцова могут достигать в длину более 10 м, обычно же от 46 до 113 см при глубине от 20 до 29 см у большого тушканчика и от 12-20 см глубины при длине 40-95 см у тушканчика Северцова. Для тушканчика-прыгуна и малого тушканчика система подобных нор не характерна. Одной из отличительных черт таких нор, является то, что конечная часть хода поднимается постепенно вверх и заканчивается не доходя до поверхности несколько сантиметров.

Постоянные норы являются основным типом убежищ в период активной деятельности зверьков. Они характерны для всех изучаемых видов тушканчиков и их можно разделить на постоянные норы, в которых могут обитать самцы и самки, в том числе и беременные, и выводковые норы, где самки приносят помет и вскармливают своих детенышей. Ходы постоянных нор имеют изгибы, которые для временных нор были мало характерны и состоят из трех разных видов ходов: начального, основного и запасного хода, а также имеют камеры, расположенные вдоль ходов, чаще

всего в местах разветвлений и изгибов. Суммарная длина таких нор составляет у малого тушканчика - 47-260 (120 см) при глубине залегания 25-62 (41); у большого тушканчика - 101-545 (242,8) и 25-106 (72,8); у тушканчика Северцова - 157-572 (265) и 32-105 (66) и у тушканчика-прыгуна 120-256 (170,3) и 40-60 (49,3). Входные отверстия этих нор забиваются на день пробкой. Ходы постоянных нор в профиле выглядят овально с горизонтальными 3-4 см и вертикальными диаметром 3,5-5 см у малого тушканчика, 5,5-8,5 см и 7-12 см у большого тушканчика, у тушканчика Северцова они имеют в диаметре 5,5x9 см и у тушканчика-прыгуна 4-6 и 5-7 см соответственно. Для большого тушканчика характерным является устройство "маскировочных" ямок рядом с основным входом в нору. У тушканчика Северцова запасной выход нередко располагается очень близко от основного входа.

Выводковые норы у тушканчиков устроены гораздо сложнее, в них содержится обычно 2-3 входных отверстия, 1-2 запасных выхода и до 5-6 расширений (камер). Наиболее сложно устроены выводковые норы у малого тушканчика, у других видов менее сложно. Размеры гнездовых камер выводковых нор больше чем размеры гнездовых камер обычных постоянных нор - у малого тушканчика - 9x11,5 и 7x8 см соответственно, у большого тушканчика - 17x18,7 и 13,3x14,2 см, у тушканчика Северцова - 19x20 и 14x14,7 см и у тушканчика-прыгуна - 15x16 и 12x12,5 см. Глубина залегания постоянных нор у тушканчиков колеблется в зависимости от сезонов, наибольшая отмечается весной и осенью, наименьшая - летом.

Зимние норы отличаются большей глубиной залегания гнездовых камер, а также большим числом запасных ходов и отнорков, и превосходят по суммарной длине в 2-3 раза все другие типы нор. Чаще всего в норах подобного типа присутствует две, реже больше, гнездовые камеры: одна на максимальной глубине, а вторая недалеко от входа.

#### ГЛАВА 4. Демографические параметры популяций тушканчиков рода ALLACTAGA

##### 4.1. Половозрастная структура популяций.

При определении возраста у тушканчиков наиболее надежным и точным является метод основанный на комплексном использовании степени стертости коренных зубов (высота коронки) и

подсчета годовых слоев в цементе корней второго нижнего коренного зуба.

Максимальная продолжительность жизни у крупных видов рода большого тушканчика, тушканчика Северцова, тушканчика-прыгуна составляет 4 года, у малого тушканчика до 2 лет. Анализ возрастной структуры популяции тушканчиков показал, что у малого тушканчика можно выделить до 5-6 возрастных групп в зависимости от погодных и кормовых условий текущего и предшествовавших годов. Обычно летом (после окончания весеннего размножения) в популяции присутствуют сеголетки в возрасте 2-3 месяцев, две группы однократно перезимовавших зверьков, рожденных весной и осенью предыдущего года, а также одна-две группы двухлетних особей. Так, в июне 1988 года сеголетки составляли 24,5% (n=15), годовалые зверьки осенней генерации - 59% (n=36), годовалые зверьки весенней генерации - 14,6% (n=9) и двухлетние - 1,6% (n=1). В целом среди половозрелых малых тушканчиков в Северо-Восточных Кызылкумах, не считая половозрелых сеголетов, было 94,6% годовалых зверьков и 5,4% двухлетних (n=150). У большого тушканчика и тушканчика-прыгуна нами было выделено по 5 возрастных групп: сеголетки, годовалые, двухлетние, трехлетние и четырехлетние. Доля зверьков повторной генерации у этих двух видов ничтожна и поэтому выделение их в отдельные возрастные группы не имеет смысла. В среднем, за 6 лет исследований среди половозрелых больших тушканчиков было 67,2% годовалых, 25,0% двухлетних, 4,7% трехлетних и 3,1% четырехлетних (n=61). У тушканчика-прыгуна в первой половине лета с 1986 по 1991 годы в Центральном Казахстане зверьки первого года жизни составляли в популяции - 60,2%, двухлетние - 30,3%, трехлетние - 7,3% и четырехлетние - 2,1% (n=191). У тушканчика Северцова можно выделить до 7 возрастных групп - сеголетки летнего и весеннего рождения, две группы однократно зимовавших зверьков, рожденных летом и весной предыдущего года, двухлетних, трех- и четырехлетних. Так, осенью 1987 года в Северо-Восточных Кызылкумах сеголетки весенней генерации составляли 36,4%, летней генерации - 18,2%, годовалые - 27,3%, двухлетние - 9,1% и трехлетние - 9,1% (n=34). Четырехлетние зверьки отмечены нами только в 1988 году и составляли 5,3% от всех отловленных в этом году (n=45).

Возрастная структура популяций тушканчиков подвержена колебаниям по годам, отражающим особенности прошедших репродуктивных сезонов и текущие колебания в дифференциальной смертности разных возрастных групп; так у малого тушканчика доля годовалых особей в половозрелой части популяции может колебаться от 93,9 до 96,5%; у большого тушканчика доля годовалых колебалась от 55,5% до 81,8%; у тушканчика Северцова от 50% до 60%. У тушканчика-прыгуна в 1986 году в Центральном Казахстане годовалые зверьки составляли 53,6% взрослых животных, в 1987 году - 48,1%, в 1988 году - 71,0%, в 1989 году - 64,4%, в 1990 году - 59,2% и в 1991 году - 68,7%; двухлетние - 35,7%, 40,7%, 21%, 32,4%, 26,5% и 25,0%; трехлетние - 10,7%, 7,4%, 5,2%, 3,3%, 10,2% и 6,3% соответственно. И наконец, четырехлетние отмечены только в выборках трех лет - 1987, 1988 и 1990 годов, где они составляли 3,7%, 2,6% и 4,1%. У всех исследуемых видов отмечены также сезонные изменения соотношения разных возрастных групп. От весны к лету происходит снижение доли старших возрастных групп и увеличение доли молодых.

Среди эмбрионов и сеголеток соотношение полов у тушканчиков рода *Allactaga* в целом достоверно не отличается 1:1. Соотношение полов среди взрослых животных у всех исследуемых видов близко 1:1. Хотя в отдельные годы могут наблюдаться изменения соотношения полов. У тушканчика Северцова в 1987 и 1988 годах в Северо-Восточных Кызылкумах соотношение полов было несколько сдвинуто в сторону преобладания самцов - в соотношении 1:1,83. Среди старших возрастных групп в основном преобладают самки, то есть смертность среди самцов несколько выше чем у самок.

В целом, можно отметить, что половозрастная структура популяций тушканчиков весьма лабильна и может значительно варьировать в зависимости от условий среды.

#### 4.2. Размножение.

Размножение у тушканчиков рода *Allactaga* в Казахстане начинается почти сразу же после выхода из зимней спячки - в конце марта-начале апреля. В отдельные годы, в зависимости от погодных условий, сроки размножения могут меняться. Массовое рождение детенышей у малого тушканчика в Северо-Восточ-

ных Кызылкумах отмечено в конце апреля-начале мая, у большого тушканчика в Центральном Казахстане беременные самки встречаются с апреля по май, кормящие в мае-июне, у тушканчика Северцова в Северо-Восточных Кызылкумах беременные самки встречаются с начала апреля до середины мая, у тушканчика-прыгуна в Центральном Казахстане беременные самки встречаются с конца апреля-начала мая, кормящие в конце мая-начале июня.

Крупные виды рода - тушканчик Северцова, большой тушканчик и тушканчик-прыгун приносят за год два выводка, малый тушканчик до трех выводков в году. У малого тушканчика наряду с весенним и летним размножением может быть и осеннее размножение, при этом до 90% сеголеток рожденных весной могут принимать участие в осеннем размножении. Раньше всех приступают к размножению более старые самки, например у малого тушканчика - годовалые, весенней генерации и двухлетние осенней и весенних генераций. За счет того, что более молодые самки приступают к размножению позже, весеннее размножение у этого вида оказывается обычно сильно растянуто во времени. Период беременности судя по разнице между сроками добычи первых беременных и первых недавно рожавших в течение одного сезона, составляет у малого тушканчика - около 20 дней, у крупных тушканчиков - около 25-30 дней.

Количество детенышей в выводке у малого тушканчика, судя по количеству эмбрионов, в среднем составило - 3,8 детенышей на одну самку при колебаниях от 2 до 6 (исследовано 196 самок), большого тушканчика - 4,6 (от 3 до 7) ( $n=51$ ), у тушканчика Северцова - 4,3 (от 3 до 8) ( $n=40$ ) и у тушканчика-прыгуна - 3,6 (от 1 до 6) ( $n=139$ ). Статистический анализ влияния возраста на плодовитость показал, что с возрастом плодовитость у всех видов тушканчиков увеличивается: у малого тушканчика ( $r=+0,51$ ), большого тушканчика ( $r=+0,75$ ), тушканчика Северцова ( $r=+0,49$ ) и тушканчика-прыгуна ( $r=+0,45$ ) при  $P < 0,01$ . Кроме того, у малого тушканчика и большого тушканчика плодовитость скоррелирована с массой тела ( $r=+0,42$  и  $r=+0,31$ ). Изменение плодовитости по годам отмечено для всех видов тушканчиков.

Обычно в годы высокой численности у зверьков отмечается снижение степени плодовитости. Проведенный статистический анализ показал, что колебание размеров выводков по годам во

многим определяется возрастной структурой популяции, так как численность популяции возрастает за счет молодых зверьков у которых плодовитость ниже, а это приводит к общему снижению плодовитости в популяции.

Повторно беременные самки у малого тушканчика встречаются в начале июня, у тушканчика Северцова в июне, у большого тушканчика и тушканчика-прыгуна в Центральном Казахстане в конце июня-начале июля. Осеннее размножение у малого тушканчика, в условиях Северо-Восточных Кызылкумов, приходится на конец июля-начало августа. В летнем размножении принимает участие обычно небольшой процент всех половозрелых самок, так у малого тушканчика могут принимать участие от 4 до 30% самок, у тушканчика-прыгуна около 6,1%. Следует отметить, что летнее размножение у тушканчика-прыгуна, так же как и осеннее у малого тушканчика может быть не всегда и находится в зависимости от климатических условий года.

Интенсивность размножения довольно высокая: у малого тушканчика принимают участие в размножении от 74,5% до 98,9% (88,8%) половозрелых самок, у большого тушканчика от 66,6% до 90,9% (80,7%), у тушканчика Северцова от 62,1% до 90,3% (78,1%) и у тушканчика-прыгуна от 62,5 до 100% (90,5%). Явление яловости в основном характерно для самок более молодых возрастных групп - годовалых. Зародышевая смертность у тушканчиков довольно низка в среднем от 1,5 до 3,2%. Среди самок с резорбированными эмбрионами отмечены самки с очень низким весом и самки у которых резорбция эмбрионов проходила во втором помете.

Средний размер первого выводка обычно больше среднего размера второго выводка: у прыгуна соответственно 3,7 и 3,3; у малого тушканчика средняя величина весеннего выводка составила 4,12 эмбриона на одну самку, летнего - 3,0, осеннего - 3,2 эмбриона; у большого тушканчика средняя величина весеннего выводка составила 4,6, летнего - 4,1; у тушканчика Северцова соответственно 4,3 и 3,1 эмбриона.

Детеныши рождаются голыми и слепыми. Лактационный период, судя по разнице в сроках родов и появления первых молодых на поверхности, составляет у малого тушканчика около 30-35 дней, у крупных видов тушканчиков около 40-45 дней. Молодые зверьки к началу самостоятельной жизни имеют следующие наименьшие раз-



меры: у малого тушканчика - масса тела-24,5г, длина тела-79мм, длина хвоста-149мм, длина плюсны-54мм, высота уха-31мм, у большого тушканчика - 166,7г, 176мм, 275мм, 96мм и 59мм, у тушканчика Северцова - 110,5г, 149мм, 216мм, 76мм и 57мм, у тушканчика-прыгуна - 63,2г, 119мм, 203мм, 72мм и 43мм соответственно.

Проведенный нами анализ демографических параметров популяций тушканчиков рода *Allactaga* показал, что у малого тушканчика половое созревание происходит быстро, молодые зверьки весенней генерации становятся половозрелыми в возрасте 2,5-3,5 месяцев, а рожденные осенью - только во второй половине весны следующего года в возрасте 9 месяцев. Все остальные тушканчики становятся половозрелыми только на следующий год после рождения.

## ГЛАВА 5. Биоценотические связи.

### 5.1. Фауна эктопаразитов.

Блохи. Нами за период с 1985 по 1990 годы были исследованы блохи тушканчиков рода *Allactaga*. В Северо-Восточных Кызылкумах у малого тушканчика и тушканчика Северцова и в Центральном Казахстане - у большого тушканчика и тушканчика-прыгуна.

С 354 малых тушканчиков собрана 231 блоха 14 видов, относящихся к 7 родам: *Xenopsylla hirtipes*, *X. conformis*, *X. gerbilli*, *Synosternus pallidus*, *Coptopsylla lamellifer*, *C. macrophthalma*, *Ceratophyllus laeviceps*, *Frontopsylla macrophthalma*, *Ophthalmopsylla volgensis*, *Mesopsylla eucta*, *M. eucta tuschkan*, *M. lenis*, *M. hebes*, *M. rotschildi*. Из них наиболее специфическими для малого тушканчика являются блохи рода *Mesopsylla*, составляющие 58,1% всех собранных блох: *M. eucta* - 31,5%, *M. lenis* - 25% с индексом обилия 0,16. На 104 тушканчиках Северцова собрано 226 блох 6 видов, относящихся к 4 родам: *M. hebes*, *M. eucta*, *S. pallidus*, *C. laeviceps*, *X. skrjabini*, *X. conformis*. Специфическим видом блох для этого вида является *M. eucta* - 88,5% от всех собранных блох с индексом обилия - 1,9.

На обеих видах тушканчиков хорошо выражены сезонные и годовые колебания численности блох, как специфических, так и неспецифических. Индексы обилия почти у всех видов блох высоки в апреле и в сентябре; уходящие в спячку зверьки, как

правило, почти полностью освобождаются от блох. При высокой плотности населения тушканчиков увеличивается и численность паразитирующих на них блох. В тех случаях когда тушканчики обитают в плотных поселениях больших песчанок, на них могут доминировать специфические паразиты песчанок.

На II больших тушканчиках в Центральном Казахстане было собрано 38 блох 4 видов относящихся к 4 родам: *Seratophyllus tesquorum*, *O.volgensis*, *M.hebes* и *Pectinostenus pavlovskii*. Специфичным видом блох для больших тушканчиков является *M. hebes*, составившая 55,26% от всех блох с индексом обилия - 1,9. Паразито-фауна блох 95 тушканчиков-прыгунов представлена 7 видами, относящимся к 6 родам сем. *Seratophyllidae*: *S. tesquorum*, *F. elatoides*, *F. elata*, *O. volgensis*, *Amphipsylla primaria*, *M. hebes*, *P. pavlovskii*. Из них наиболее многочислена в сборах была *M. hebes* - 45,78% от всех блох при индексе обилия - 0,8. Из неспецифических паразитов на прыгуне и тушканчике Северцова отмечено паразитирование в основном специфических паразитов полевок и хомячков.

Клещи. Фауна гамазовых клещей изучалась нами у двух видов тушканчиков - большом тушканчике и тушканчике-прыгуне. Всего было обследовано II больших тушканчиков и 95 тушканчиков-прыгунов. На II больших тушканчиках собрано 274 гамазовых клеща 5 видов: *Androlaelaps glasgowi*, *A. semidesertus*, *Eulaelaps stabularis*, *E. kolpakovae* и представитель сем. *Parasitidae* (вид определен до семейства) с общим индексом обилия 24,9. На 95 прыгунах собрано 330 клещей 9 видов: *A. karawaeivi*, *A. glasgowi*, *A. cavalis*, *A. semidesertus*, *E. stabularis*, *E. kolpakovae*, *E. cricetuli*, *Naemogamasus ambulans* с общим индексом обилия 3,88. Наиболее многочисленным видом и по-видимому специфическим паразитом для обеих видов тушканчиков в Центральном Казахстане является *A. semidesertus* составившая у большого тушканчика - 57,3% от всех клещей, с индексом обилия - 14,27 и у тушканчика-прыгуна - 66,36% с индексом обилия 2,58. Почти все клещи представлены в сборах самками. Зараженность больших тушканчиков гамазидами выше по сравнению с прыгунами (индексы обилия соответственно - 24,9 и 3,88).

Иксодовые клещи обнаружены только на тушканчике-прыгу-

не и представлены в основном *Dermacentor marginatus*. Паразитирующие ювенильные формы йксодовых клещей относились к личиночной ( $p=13$ ) и нимфальной ( $p=9$ ) фазам развития с индексом обилия - 0,15 и 0,10 соответственно.

### 5.2. Фауна эндопаразитов.

При вскрытии 55 больших тушканчиков у 3 особей (5,4%) обнаружена нематоде *Mastophorus muris*. Из 130 обследованных нами тушканчиков-прыгунов у 9 особей найдены *A. boevi* (6,9%) и у 3 - *Rictularia baicalensis* (2,3%). Место локализации всех обнаруженных нематод желудок и тонкий отдел кишечника. Интенсивность инвазии гельминтами тушканчиков обеих видов почти одинакова (2-3). Результаты наших исследований показывают, что зараженность гельминтами наблюдается во всех возрастных группах. Среди двух- и трехлетних зверьков зараженность выше, чем у сеголетов и годовалых.

Инвазионные личинки всех трех обнаруженных паразитов развиваются в теле наземных беспозвоночных, в частности, насекомых (Шайкенов, 1981). Как было показано нами, тушканчики поедают в достаточном количестве насекомых, но зараженность их гельминтами, несмотря на это невысокая. Низкую инвазированность исследуемых видов тушканчиков, на наш взгляд; можно объяснить одиночным образом жизни. Поскольку нередко с повышением плотности популяции увеличивается и количество инвазированных зверьков.

## ГЛАВА 6. Сравнительный анализ хромосом 4-х видов тушканчиков рода ALLACTAGA

### 6.1. Характеристика хромосомных наборов исследуемых видов

Нами изучены также кариотипы тушканчиков рода *Allactaga* в частности центральноказахстанских подвидов тушканчика-прыгуна - *A. sibirica ognevi* (Shenbrot, 1991) и большого тушканчика *A. major major* (Kerr, 1792), а также малого тушканчика - *A. elater elater* и тушканчика Северцова - *A. severtzovi chorezmi* (Shenbrot, 1991) из Северо-Восточных Кызылкумов. Кариотипы двух первых подвидов описываются впервые. Кариотипы всех четырех видов содержат  $2n=48$ ,  $nfa=92$  и сходны с кариотипами изученных ранее других подвидов. Все хромосомы мета-, субмета-

и часть субтелоцентрические, одна пара мелких аутосом несет спутники. X-хромосома - метацентрик, Y - очень мелкий субметацентрик. Исключение составляет только малый тушканчик, у которого вторая пара аутосом не субтелоцентрична, как у остальных видов, а субметацентрична. Межпопуляционного хромосомного полиморфизма у этих видов не обнаружено, кариотипы довольно стабильные. Гетерохроматин у этих видов локализован в основном прицентромерно. Y - хромосомы представлены гетерохроматиновым материалом. Кроме того, у I, II, III пар аутосом и у X-хромосом определены относительная длина - A% и центромерный индекс - C%.

При использовании метода серебрения в геноме тушканчика-прыгуна выявлены ядрышкообразующие районы (ЯОР), локализованные в спутничных хромосомах. ЯОР соответствуют в данном случае районам вторичных перетяжек этой пары хромосом и находятся в одной паре хромосом-гомологов. Описанный нами вариант расположения ЯОР у тушканчика-прыгуна является еще одним свидетельством компактного расположения генов рибосомальной РНК в кариотипе млекопитающих.

## 6.2. Некоторые аспекты кариотипической эволюции тушканчиков

Наиболее важными хромосомными перестройками, играющими существенную роль в эволюции кариотипа млекопитающих являются центромерные, теломерные и центромерно-теломерные слияния, пара- и перичентрические инверсии, а также изменения общего числа плеч за счет "добавления" целиком гетерохроматиновых плеч (Воронцов, Малыгина, Раджабли, 1971; Раджабли, Графодатский, 1977; Орлов, Булатова, 1983; Биштейн, 1987). Однако, у тушканчиков рода *Allactaga* эволюция кариотипа шла несколько иначе. Одинаковые диплоидные числа хромосом ( $2n=48$ ), при одинаковом числе плеч хромосом ( $n_{Fa}=24$ ), отсутствие межпопуляционной и внутривидовой изменчивости морфологии хромосом, локализация гетерохроматина в прицентромерных районах у тушканчиков рода *Allactaga* говорит о том, что эволюция кариотипа пятипалых тушканчиков шла в основном за счет генных мутаций, а не путем изменений числа и структуры хромосом, столь часто встречающихся в эволю-

ции кариотипов большинства млекопитающих. Только перестройками такого рода можно объяснить сходство кариотипов у представителей рода *Allactaga*.

### 6.3. Пятипалые тушканчики в системе биоиндикации загрязнения окружающей среды

Изучалась возможность использования соматических клеток представителей сем. *Allactagidae* в оценке генетических последствий загрязнения окружающей среды и возможности применения отдельных видов этого семейства в целях генетического мониторинга. Установлено, что наиболее чувствительным к загрязнению окружающей среды является большой тушканчик. В районах с интенсивным промышленным загрязнением у зверьков увеличивается частота хромосомных aberrаций и степень анеуплоидии.

### ВЫВОДЫ

1. Тушканчиков рода *Allactaga* можно отнести к склерофилам. Малый тушканчик и тушканчик Северцова в условиях Северо-Восточных Кызылкумов предпочитают биотопы с полынно-эфемеровой и солянковой растительностью на плотных глинистых и суглинистых почвах. Большой тушканчик и тушканчик-прыгун в условиях Центрального Казахстана предпочитают полынно-типчакovo-спиреевые ассоциации с растительным покровом средней разреженности на плотных щебенистых и суглинистых почвах.

2. Относительная численность всех исследуемых видов подвержена годовой и сезонной динамике. У тушканчиков, в отличие от других грызунов не отмечается резких колебаний в динамике численности. При этом для крупных видов рода характерны 2-5 кратные годовые колебания численности, у малого тушканчика численность может испытывать 10-кратные колебания. На характер изменения численности тушканчиков влияют многие биотические и абиотические факторы, а также ряд внутривидовых механизмов, в том числе особенности размножения, погодные условия и лабильность возрастной структуры популяции.

3. По характеру питания тушканчиков можно отнести к группе со смешанным типом питания. Крупные виды рода поедают все основные типы кормов примерно в равном соотношении. В

рационе малого тушканчика преобладают семена и зелень. Для всех видов характерна сезонная изменчивость соотношения поедаемых кормов и калорийности пищи.

4. У тушканчиков рода *Allactaga* можно выделить три основных типа нор: 1. временные или защитные; 2. постоянные, сюда относятся и выводковые норы; 3. зимовочные норы. Система временных или защитных нор характерна в основном для большого тушканчика и тушканчика Северцова. Тушканчик-прыгун и малый тушканчик спасаются от преследования благодаря способности к стремительному бегу.

5. Гистологическое определение возраста показало, что максимальная продолжительность жизни в природе у малого тушканчика 2 года, у крупных видов рода - 4 года. При этом у малого тушканчика можно выделить до 5-6 возрастных групп, у тушканчика Северцова - до 7 возрастных групп, у большого тушканчика и тушканчика-прыгуна - до 5.

Среди новорожденных и взрослых соотношение полов близко 1:1. Соотношение полов в разных возрастных группах довольно изменчиво. Половозрастная структура популяций тушканчиков весьма лабильна и может значительно варьировать в зависимости от условий среды.

6. Половой зрелости крупные виды рода достигают на следующий год после рождения, у малого тушканчика половое созревание происходит быстро, сеголетки весенней генерации становятся половозрелыми в возрасте 2,5-3,5 месяцев, а рожденные осенью - только во второй половине весны следующего года. Большой тушканчик, тушканчик Северцова и тушканчик-прыгун приносят за год по два выводка, у малого тушканчика отмечается до трех выводков. Степень плодовитости у всех видов тушканчиков увеличивается с возрастом. Колебания размеров выводков по годам определяются в основном динамикой половозрастной структуры популяции.

7. На тушканчиках рода *Allactaga* отмечено паразитирование 20 видов блох. Наиболее специфичными видами блох для тушканчиков в Северо-Восточных Кызылкумах являются *M.eucta* и *M.lenis*, в Центральном Казахстане - *M.hebes*. Индексы обилия почти у всех видов блох высоки в апреле и в сентябре; уходящие в спячку зверьки, как правило, почти полностью освобождаются от блох.

На большом тушканчике и тушканчике-прыгуне в Центральном Казахстане отмечено паразитирование 9 видов гамазовых клещей. Наиболее специфичным видом гамазид для тушканчиков является *A. semidesertus*. Исходные клещи обнаружены на тушканчике-прыгуне и представлены *Dermacentor marginatus*.

8. Зараженность тушканчиков гельминтами невелика, у большого тушканчика обнаружена нематода - *Mastophorus muris* у тушканчика-прыгуна - *Abbreviata boevi* и *Rictularia baicalensis*.

9. Одинаковое диплоидное число хромосом ( $2n=48$ ), при одинаковом числе плеч хромосом ( $NFa=92$ ), отсутствие межпопуляционной и внутривидовой изменчивости морфологии аутосом, локализация гетерохроматина в прицентромерных районах хромосом у тушканчиков рода *Allactaga* говорит о том, что в процессе эволюции кариотипов в пределах этого рода структурные перестройки хромосом играли несущественную роль, эволюция шла в основном за счет генных мутаций. Архаичный кариотип  $2n=48$ .

10. Большой тушканчик является видом генетически чувствительным к промышленному загрязнению окружающей среды различными мутагенами и его можно вполне использовать в качестве биоиндикаторного вида для оценки генетических эффектов загрязнения природной среды.

#### СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

1. Ержанов Н.Т., Бигалиев А.Б. Изучение изменчивости хромосом двух видов рода *Allactaga* из Центрального Казахстана в качестве биосферного объекта// В кн.Использование биосферных и модельных объектов для генетического мониторинга загрязнителей окружающей среды: Тез.докл. на засед.секции генетических аспектов проблемы "Человек и биосфера" МНТС при ГИНТ СССР.-Ереван, 1987.-С.43.

2. Бигалиев А.Б., Ержанов Н.Т. Особенности экологии и кариотипов двух видов тушканчиков из Центрального Казахстана (*Dipodoidea*)//Тушканчики фауны СССР.-Ташкент,1988.-Вып.2.-С.18-20.

3. Бигалиев А.Б., Ержанов Н.Т. Исследование хромосом двух видов тушканчиков Центрального Казахстана (*Dipodoidea*)//Цитология и генетика.-1989.-Т.23.-№2.-С.26-30.

4. Бигалиев А.Б., Ержанов Н.Т. Исследование хромосом че-

тырех видов тушканчиков рода *Allactaga* //Влияние генотипа и комплекса экологических факторов на жизнедеятельность организмов.-Караганда, 1981.-С.18-21.

5. Балмагамбетов Т.Б., Бисимбаева М.И., Ержанов Н.Т., Кузьмина Е.В. Особенности размножения тушканчика-прыгуна в Центральном Казахстане //Тез.докл.ХУ научно-теоретической конференции профессорско-препод.состава, научных работников и аспирантов Карагандинского гос. университета.-Караганда, 1990.-С.41.

6. Ержанов Н.Т., Бигалиев А.Б. Сравнительная экология и цитогенетика тушканчиков рода *Allactaga* //Пятый съезд Всесоюзного териологического общества АН СССР; Тез.докл.-Москва, 1990.-Т.1.-С.73-74.

7. Ержанов Н.Т., Бигалиев А.Б., Медведев В.И. Использование соматических клеток представителей сем. Ложнотушканчиковые в оценке генетических последствий загрязнения окружающей среды //Эколого-генетический мониторинг состояния окружающей среды : Тез.докл. на засед. секции генетических аспектов проблемы "Человек и биосфера" МНПС при ГКНТ СССР.-Караганда, 1990.-С.48.

8. Ержанов Н.Т., Бигалиев А.Б. Динамика половозрастной структуры популяции тушканчика-прыгуна в Центральном Казахстане //Животный мир Казахстана, его изучение, рациональное использование и охрана.-Алма-Ата, 1991.

9. Ержанов Н.Т., Балмагамбетов Т.Б. Особенности питания тушканчиков рода *Allactaga* //Деп. в Каз.НИИНТИ.-1991.-№3517-Ка 91.-Деп. 04.10.91.-6с.

10. Ержанов Н.Т., Бигалиев А.Б., Медведев В.И. Пятипалые тушканчики в системе биоиндикации загрязнения природной среды //Караганда, 1991.- Деп. в Каз.НИИНТИ.-№3518-Ка 91.-Деп. 04.10.91.-3с.

11. Ержанов Н.Т., Бигалиев А.Б., Медведев В.И. Особенности экологии тушканчика-прыгуна в Центральном Казахстане // Известия АН Каз.ССР, серия биол.-1991.-№6.-С. 41-47.

12. Ержанов Н.Т., Абдрахманов О.А., Ержанов Т.Н. Влияние жизнедеятельности тушканчиков на растительность степных сообществ Центрального Казахстана //Флора и растительные ресурсы Центрального Казахстана.-Караганда, 1992.-С.34-39.

13. Ержанов Н.Т. Динамика численности тушканчиков рода *Allactaga* и факторы ее определяющие //Тез.докл. ХУП научно-



теоретической конференции профессорско-препод. состава,  
научных работников и аспирантов Карагандинского гос. уни-  
верситета.- Караганда, 1992.-

A handwritten signature in black ink, appearing to be a stylized name or set of initials, located below the printed text.