

СЦЕНАРИЙ ЭВОЛЮЦИИ ДИКИХ ЛОШАДЕЙ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

Б.Ю. Кассал

ВОО «Русское географическое общество», Омское региональное отделение, Россия, Омск
e-mail: BY.Kassal@mail.ru

В среднем-позднем плейстоцене видообразование в роду Лошади происходило в периоды межледниковий; вымирание видов происходило в периоды оледенений. Для большинства видов лошадей имеются подтверждения этой закономерности палеонтологическими находками. Лошади ряда видов были устойчивы к неблагоприятным условиям среды обитания в периоды оледенений, периодически перенося их на протяжении десятков/сотен тыс. лет. Средняя продолжительность жизни видов лошадей в течение среднего-позднего плейстоцена – голоцена Северной Евразии составила $353,13 \pm 3,11$ тыс. лет.

Ключевые слова: плейстоцен, Северная Евразия, род Лошади, вид, эволюция.

Введение

Недавние результаты исследования генома подтверждают монофилию рода Лошади *Equus* (L., 1758) и указывают на его возникновение около 4,0-4,5 млн лет назад [1]. Около 2,5 млн лет назад представители рода *Equus* переправились из Америки через Берингию в Евразию [2-3]. Виды рода Лошади на протяжении всего плейстоцена (2580 – 11,7 тыс. лет назад) и голоцена (11,7 тыс. лет назад – н.в.) были обязательным компонентом териофауны открытых пространств Северной Евразии – тундростепей, лесостепей, степей [4-5], полупустынь и (при наличии оазисов) пустынь [6-7]. Глобальные изменения климата Северной Евразии, имевшие циклическую природу, определили особенности эволюционного процесса в развитии рода Лошади.

Цель работы: выявить сценарий эволюции диких лошадей Северной Евразии на протяжении последнего миллиона лет.

Материалы и методы

Хроностратиграфическая шкала (для Западной Сибири) дана по [8-9]. Видовые таксономические оценки и основные эволюционные связи лошадей приняты по [10-11]. Время существования в хронологии эволюции лошадей определено по возрасту палеонтологических находок, что дает временные ориентиры появления и исчезновения определенных видов, но не точное время. Отсутствие достаточного количества репрезентативных палеонтологических выборок анатомических и иных останков диких лошадей плейстоцена определяет предположительность некоторых элементов их эволюции. В коллаже использованы материалы Internet свободного доступа [12].

Место исследования. Северная часть континента Евразия представляет собой череду платформ и тектонических плит, сформированных в периоды Архея, Протерозоя и Палеозоя. Северная Евразия характеризуется делением на природно-климатические зоны [13]. По центру Евразии расположен обширный степной регион – Евразийская Великая степь, который простирается от Восточной Европы почти до берегов Тихого океана. На севере через Тургайскую ложбину, Ишимскую степь, Барабинскую низменность и Кулундинскую равнину степные районы переходят в тайгу Западно-Сибирской равнины [14].

Результаты и обсуждение

На территории Северной Евразии известно бывшее обитание видов/подвидов диких лошадей рода *Equus*, существовавших совместно или разделенных во времени и пространстве (рис. 1).

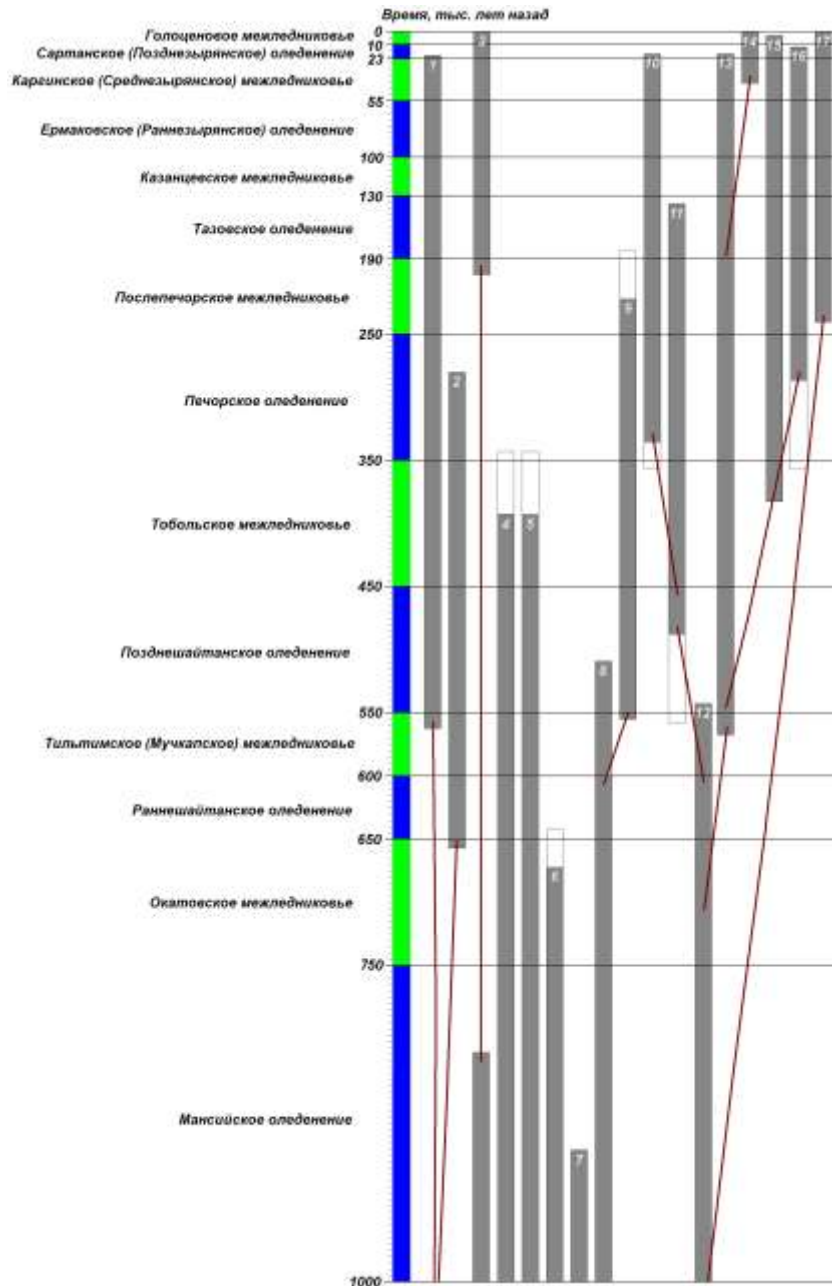


Рисунок 1 – Хронология эволюционного процесса лошадей среднего-позднего плейстоцена и голоцена Северной Евразии (по данным И.Е. Кузьминой [11])

Примечание: Хроностратиграфическая шкала (для Западной Сибири) дана по [8-9]. Чередование периодов оледенений и межледниковий указано цветом. Длительность существования видов показана серыми столбцами; дополнительная гипотетическая – прозрачными. Основные эволюционные связи видов указаны коричневыми линиями. Цифрами указаны виды: 1 – Плейстоценовый осел; 2 – Древняя лошадь; 3 – Кулан; 4 – Сиваликская лошадь; 5 – Намадийская лошадь; 6 – Гиппарионовидная лошадь; 7 – Санменская лошадь; 8 – Сюссенборнская лошадь, лошадь Веры Громовой; 9 – Лошадь Валериана Громова; 12 (11, 10) – Мосбахская лошадь (Лошадь Абели; Галльская лошадь); 13 – Широкопалая лошадь; 14 – Древняя кабаллоидная лошадь, Тарпан; 15 – Уральская лошадь; 16 – Ленская лошадь; 17 – Лошадь Пржевальского.

Ливенцовская лошадь *E. (Allohippus) livenzovensis* (Bajgusheva, 1978) и Лошадь Стенона *E. (A.) stenonis* (Cocchi, 1867) в составе четырех подвидов – номинативного *E. (A.) s. stenonis* (Cocchi, 1867); Лошади Вирети *E. (A.) s. vireti* (Prat, 1964); Сенезской лошади *E. (A.) s. senezensis* (Prat, 1964); Памирской лошади *E. (A.) s. pamirensis* (Sharapov, 1986) = *bactrianus* (Vangengeim et al., 1988), – вымерли до наступления Мансийского оледенения ранее 1000 тыс. лет назад.

Санменская лошадь *E. (Hemionus) sanmeniensis* (Teilhard de Chardin et Piveteau, 1930) прекратила свое существование в апогее Мансийского оледенения (1000-750 тыс. лет назад), ~850 тыс. лет назад. Немногим позже, ~800 тыс. лет назад, прервалась палеонтологическая история Кулана *E. (H.) hemionus* (Pallas, 1775), восстановившаяся лишь спустя 600 тыс. лет, причем по времени это совпало с окончанием Послепечорского межледниковья (205-190 тыс. лет назад), и проявившаяся восемь известными подвидами, которые к настоящему времени либо уже вымерли, либо находятся в состоянии вымирания: Западный кианг *E. (H.) h. kiang* (Moorcroft, 1841); Индийский кулан *E. (H.) h. khur* (Lesson, 1827); Казахстанский кулан *E. (H.) h. finschi* (Matschie, 1911); Монгольский кулан, джигитай *E. (H.) h. hemionus* (Pallas, 1775); Непальский кианг *E. (H.) h. polydon* (Hodson, 1847); Онагр, иранский (туркменский) кулан *E. (H.) h. onager* (Boddaert, 1785); Северо-восточный кианг *E. (H.) h. holdereri* (Matschie, 1911); Сирийский кулан *E. (H.) h. hemippus* (J. Geofroy, 1855).

Гипарионовидная лошадь *E. (Vekuahippus) hipparionoides* (Vekua, 1960) существовала до наступления Раннешайтанского оледенения (650-600 тыс. лет назад) и вымерла в его начале, после 650 тыс. лет назад. Сюссенборнская лошадь *E. (Allohippus) sussenbornensis* (Wiist, 1901), в составе двух ее известных подвидов – номинативного *E. (A.) s. sussenbornensis* (Wiist, 1901) и лошади Веры Громовой *E. (A.) s. verae* (Sher, 1971), – дожила до середины Позднешайтанского оледенения (550-450 тыс. лет назад), но до этого, в конце Тильтимского (Мучкапского) межледниковья (600-550 тыс. лет назад) дав эволюционную ветвь – Лошадь Валериана Громова *Equus (Allohippus) valeriani* (Gromova, 1946), которая существовала до начала Тазовского оледенения (190-130 тыс. лет назад), хотя палеонтологические находки показывают исчезновение вида в середине Послепечорского оледенения (250-190 тыс. лет назад).

Сиваликская лошадь *E. (Allohippus) sivalensis* (Falconer et Cautley, 1849) и Намадийская лошадь *E. (A.) namadicus* (Falconer, 1849) имеют очень длительную палеонтологическую историю, начавшуюся до наступления Мансийского оледенения (1000-750 тыс. лет назад) и закончившуюся в начале Печорского оледенения (350-250 тыс. лет назад), хотя палеонтологические находки показывают вымирание этих видов в середине Тобольского межледниковья (450-350 тыс. лет назад).

Появление Древней лошади *E. (Allohippus) altidens* (Reichenau, 1915) приходится на окончание Окатовского межледниковья (750-650 тыс. лет назад), ее существование продлилось до второй половины Печорского оледенения, до ~280 тыс. лет назад.

В конце Тильтимского (Мучкапского) межледниковья (600-550 тыс. лет назад) появился Плейстоценовый осел *E. (Asinus) hydruntinus* (Regalia, 1907), просуществовавший до начала Сартанского (Позднезырянского) оледенения (23-10 тыс. лет назад).

Появившаяся до начала Мансийского оледенения (1000-750 тыс. лет назад) Мосбахская лошадь *E. (Equus) mosbachensis* (Reichenau, 1903) в составе двух известных подвидов – номинативного *E. (E.) m. mosbachensis* Reichenau, 1903) и Северо-восточной лошади *E. (E.) m. nordostensis* (Russanov, 1968), – существовала до начала Позднешайтанского оледенения (550-450 тыс. лет назад), последовательно эволюционировала: в направлении Лошади Абели *E. (E.) m. abeli* (Antonius, 1913), существовавшей до конца Тазовского оледенения (190-130 тыс. лет назад), и Галльской лошади *E. (E.) m. gallicus* (Prat, 1968), вымершей лишь в середине Сартанского (Позднезырянского) оледенения (23-10 тыс. лет назад); по линии Широкопалой лошади *Equus (Equus) latipes* (Gromova, 1949), появившейся в конце Тильтимского (Мучкапского)

межледниковья (600-550 тыс. лет назад). В генетическом разнообразии евразийских лошадей выделяется довольно разнообразный кластер с позднего плейстоцена до III тысячелетия до н. э. объединяющий широкопалых лошадей [15], для которых к настоящему времени известно три подвида – номинативный *E. (E.) l. latipes* (Gromova, 1949); Хозарская лошадь *E. (E.) l. chosaricus* (Gromova, 1949); Восточная лошадь *E. (E.) l. orientalis* (Russanov, 1968); а также, возможно, Уссурийская лошадь *Equus (Equus) dalianensis* (Zhou, Sun, Xu, Li, 1985), систематическое положение которой не вполне понятно [16] (рис. 2).

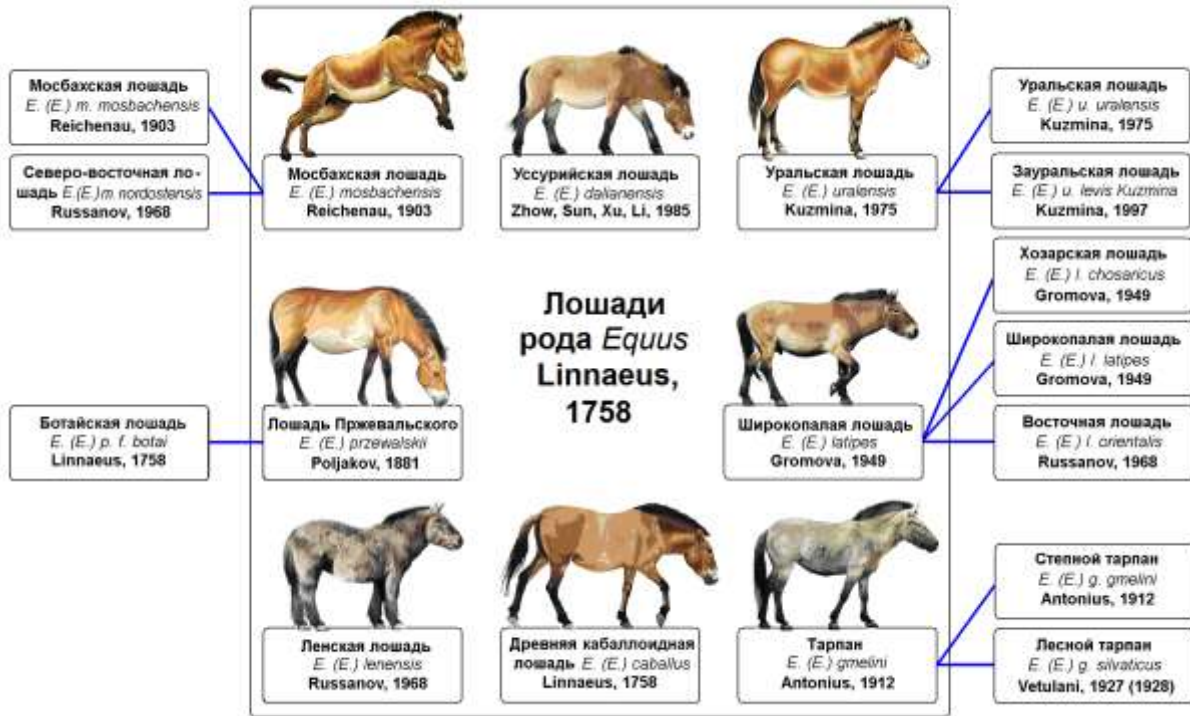


Рисунок 2 – Систематика лошадей рода *Equus* среднего-позднего плейстоцена и голоцена Северной Евразии, по [10-11, 17]

Примечание: В квадрате показаны виды, за пределами – подвиды, их принадлежность указана синими линиями.

На Урале во второй половине Тобольского межледниковья (350-450 тыс. лет назад) возникла Уральская лошадь *E. (Equus) uralensis* (Kuzmina, 1975), несколько позже разделившаяся на два подвида – номинативный *E. (E.) u. uralensis* (Kuzmina, 1975) и Зауральскую лошадь *E. (E.) u. levis* (Kuzmina, 1997); лошади Зауральского подвида распространились на Западно-Сибирскую равнину. Уральская лошадь дожила до середины Голоценового межледниковья (10 тыс. лет назад – н.в.). Несколько позже Уральской лошади появилась Ленская лошадь *E. (Equus) lenensis* (Russanov, 1968), хотя ее наиболее ранние палеонтологические находки относятся лишь к середине Печорского оледенения (250-350 тыс. лет назад); этот вид существовал более 250 тыс. лет и вымер в середине – конце Сартанского (Позднезырянского) оледенения; кластер евразийских лошадей, относимый к виду Ленская лошадь, наиболее сильно отличается от остальных в генетическом разнообразии [18], не имея отношения к якутской домашней лошади.

В середине Каргинского (Среднезырянского) межледниковья было предпринято несколько попыток одомашнивания лошадей, включая одомашнивание ослов *Asinus* (Frisch, 1775) и куланов *Hemionus* (Stehlin et Graziosi, 1935). Одомашнивание в причерноморско-каспийских степях между реками Урал и Днепр (в нижнем течении Волги и Дона) в III тысячелетии до н. э. Древней кабаллоидной лошади *E. (Equus) caballus* (Linnaeus, 1758) привело к появлению Домашней кабаллоидной лошади, с отличными от предковой определяющими морфологическими и иными признаками [19-20]. В генетическом

разнообразии евразийских лошадей выделяется кластер (DOM2) всех современных домашних лошадей и почти всех евразийских лошадей с 2,2 тыс. лет до н.э. [21], что дает основание для предположения о возможности поглотительного скрещивания с Домашней кабаллоидной лошадью остатков популяций диких лошадей еще существовавших видов.

В качестве самостоятельного вида Лошадь Пржевальского *Equus (Equus) przewalskii* (Poljakov, 1881) оформилась лишь в Послепечорское межледниковье (250-190 тыс. лет назад) и дожила до настоящего времени, сохранившись в резерватах, но полностью исчезнув в природной среде. Попытка одомашнивания одного из подвидов Лошади Пржевальского – ботайской лошади *E. (E.) p. f. botai* (L., 1758) оказалась кратковременной и неудачной: в относительно короткие сроки она была вытеснена Домашней кабаллоидной лошадью и вымерла (вероятно, была съедена одомашнивателями за дальнейшей ненужностью при большей покладистости особей иного вида – кабаллоидной лошади [22-23]). В генетическом разнообразии евразийских лошадей кластер лошадей Пржевальского (и лошадей энеолитической ботайской культуры IV тыс. лет до н.э.) выделяется, будучи совершенно не родственен современным домашним лошадям [17, 24-26].

К настоящему времени существует генетически обоснованное положение о том, что Тарпан *E. (Equus) gmelini* (Antonius, 1912) в составе двух подвидов – Степного тарпана *E. (E.) g. gmelini* (Antonius, 1912) и Лесного тарпана *E. (E.) g. silvaticus* (Vetulani, 1927 (1928)), – был древним естественным гибридом Домашней кабаллоидной лошади и дикой Широкопалой лошади, дожившим до XIX в. [27].

Обсуждение. Из появившихся в течение последнего миллиона лет лошади 11 видов сформировались в межледниковья (Галльская лошадь; Древняя кабаллоидная лошадь, Тарпан; Древняя лошадь; Кулан; Ленская лошадь; Лошадь Абели; Лошадь Валериана Громова; Лошадь Пржевальского; Плейстоценовый осел; Уральская лошадь; Широкопалая лошадь): из них для 8 видов имеются палеонтологические подтверждения этого факта; для 3 видов – пока нет. 9 видов лошадей из 17 (53 %) вымерли в ледниковые периоды (Гиппарионовидная лошадь; Санменская лошадь; Древняя лошадь; Лошадь Абели; Лошадь Валериана Громова; Мосбахская лошадь; Намадийская лошадь; Сиваликская лошадь; Сюссенборнская лошадь, Лошадь Веры Громовой): из них для 5 видов имеются палеонтологические подтверждения этого факта; для 4 видов – нет (рис. 3).

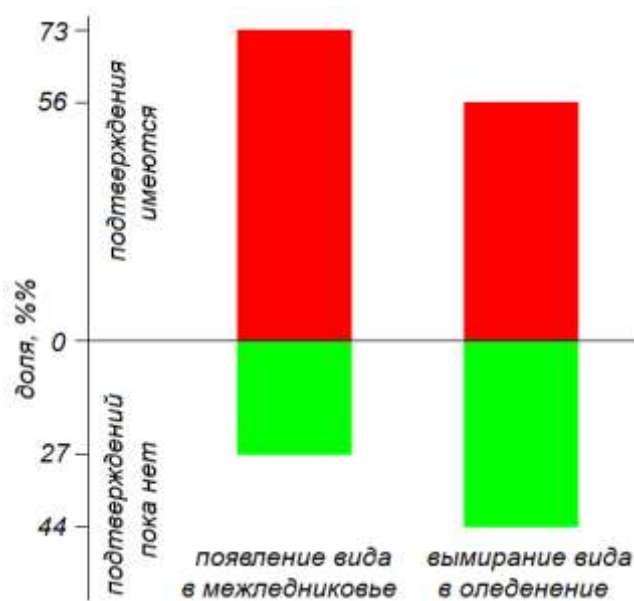


Рисунок 3 – Соотношение подтвержденных / неподтвержденных палеонтологическими находками фактов появления и вымирания видов лошадей рода *Equus* в климатических периодах среднего-позднего плейстоцена Северной Евразии

Еще 7 видов (41 % из 17) (Галльская лошадь; Древняя кабаллоидная лошадь, Тарпан; Ленская лошадь; Лошадь Пржевальского (в природной среде); Плейстоценовый осел; Уральская лошадь; Широкопалая лошадь) были уничтожены в течение Сарганского (Позднезырянского) оледенения и Голоценового межледниковья при непосредственном участии первобытных охотников [28-30]. Однако значение роли человека неандертальского *Homo neanderthalensis*, денисовского *H. denisovensis*, разумного *H. sapiens* в процессе сокращения численности и вымирания лошадей обитавших в Северной Евразии видов остается дискуссионной. Кулан еще выживает (6 %), хотя большая часть его подвидов находится на грани вымирания [31]; Домашняя кабаллоидная лошадь, в видовом отношении процветавшая до середины XX в., к настоящему времени также пережила свой численный максимум [32-33]. Средняя продолжительность жизни вида лошади, появившегося и исчезнувшего в течение среднего-позднего плейстоцена – голоцена Северной Евразии (включая Дикую кабаллоидную лошадь, Тарпана), составила $353,13 \pm 3,11$ тыс. лет.

Бесспорно то, что в подавляющем большинстве случаев видообразование в роде Лошади начиналось с окончанием очередного периода оледенения и началом следующего за этим межледникового периода. В социальном и территориальном отношении лошади – относительно консервативные животные. Широкая норма реакции и высокая адаптивность к сезонным, многолетним и многовековым изменениям условий среды обитания определили заселение обширных территорий. На этапах климатических перитурбаций условия обитания лошадей существовавших видов изменялись [34-35], их улучшение приводило к увеличению численности и распространенности. Нахождение представителей вида в новых для себя условиях обитания вызывало развитие соответствующих адаптаций, закрепляющихся в процессе естественного отбора, с изменением поведения, физиологии, морфологии особей в ряду поколений. Это стимулировало процессы формирования подвидов и, на протяжении десятков тыс. лет эволюционного процесса – появления новых видов [36].

Высокое сходство анатомии, физиологии и поведения лошадей разных видов, обитавших в среднем-позднем плейстоцене – голоцене Северной Евразии, определяло возможности межвидовой гибридизации и появления плодовитого потомства. Возможное массовое наличие межвидовых гибридов лошадей Северной Евразии, по своим морфологическим показателям не выходящим за пределы нормы реакции отдельных видов, крайне затрудняет таксономическую дифференциацию ископаемых останков диких лошадей. Однако этот аспект требует специального исследования и, при отсутствии полноценного генетического анализа ископаемых останков спорной видовой принадлежности, остается умозрительным.

Выводы

1. В среднем-позднем плейстоцене видообразование в роду Лошади происходило в периоды межледниковий; вымирание видов происходило в периоды оледенений. Для большинства видов лошадей имеются подтверждения этой закономерности палеонтологическими находками.

2. Лошади ряда видов были устойчивы к неблагоприятным условиям среды обитания в периоды оледенений, периодически перенося их на протяжении десятков/сотен тыс. лет. Средняя продолжительность жизни вида лошади в течение среднего-позднего плейстоцена – голоцена Северной Евразии составила $353,13 \pm 3,11$ тыс. лет.

3. Вследствие антропогенного воздействия в течение Сарганского (Позднезырянского) оледенения и Голоценового межледниковья не выжила лошадь ни одного дожившего до этого времени вида, кроме Кулана и Домашней кабаллоидной лошади.

Список литературы

1. Cirilli O., Pandolfi L., Rook L., Bernor R.L. Evolution of Old World Equus and origin of the zebra-ass clade // *Scientific Reports*. 2021. vol. 11(1): 10156. DOI:10.1038 s41598-021-89440-9.
2. Кожевников Ю.П., Железнов-Чукотский Н.К. Берингия: история и эволюция. М.: Наука, 1995. 383 с.
3. Weinstock J., Willerslev E., Sher A., Tong W., Ho S.Y.W., Rubenstein D., Storer J., Burns J., Martin L., Bravi C., Prieto A., Froese D., Scott E., Xulong L., Cooper A. Evolution, systematics, and phylogeography of Pleistocene horses in the New World: a molecular perspective // *PLOS Biology*. 2005. vol. 3(8). e241. DOI: 10.1371/journal.pbio.0030241.
4. Бондарев А.А., Кассал Б.Ю. История и перспективы развития териофауны Среднего Прииртышья // *Вестник Оренбургского государственного университета*. 2009. № 6(100). С. 86-88.
5. Бондарев А.А., Кассал Б.Ю. Основные тенденции развития фауны крупных млекопитающих в неоплейстоцене Среднего Прииртышья // *Проблемы экологии: чтения памяти проф. М.М. Кожова: тез. докл. междунар. науч. конф. и междунар. школы для молод. учен.* Иркутск, 2010. С. 125.
6. Флеров К.К. Основные черты формирования фауны млекопитающих четвертичного периода в северном полушарии // *Труды Комиссии по изучению четвертичного периода*. Т. 12. 1955. С. 121-126.
7. Zimov S.A., Chuprynin V.I., Oreshko A.P., Chapin F.S., Reynolds J.F., Chapin M.C. Steppe-tundra transition: a herbivore-driven biome shift at the end of the Pleistocene // *The American Naturalist*. 1995. vol. 146(5). pp. 765-794.
8. Архипов С.А. Хронология геологических событий позднего плейстоцена Западной Сибири // *Геология и геофизика*. 1997. Т. 38. № 1. С. 1863-1884.
9. Волкова В.С., Хазина И.В., Бабушкин А.Е. Стратиграфия плейстоцена Западной Сибири и палеоклиматическая шкала // *Квартер-2005: Материалы IV Всерос. совещания по изучению четвертичного периода*. Сыктывкар: ГЕОПРИНТ, 2005. С. 77-78.
10. Громова В.И. История лошадей (рода Equus) в Старом Свете // *Тр. Палеонт. ин-та АН СССР*. 1949. Т. 17. Ч. 1. 373 с.
11. Кузьмина И.Е. Лошади Северной Евразии от плиоцена до современности / *Труды зоологического института*. Т. 273. СПб.: ЗИН, 1997. 224 с.
12. Лошади: изображения. [Электронный ресурс]. URL: <http://pixabay.com/ru/images/search/лошади/> (дата обращения: 05.09.2022).
13. Вдовин В.В., Мизеров Б.В., Николаев В.А., Архипов С.А. Западно-Сибирская равнина: история развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1970. 279 с.
14. Eurasian Steppes. Ecological Problems and Livelihoods in a Changing World / Editors: M.J.A. Werger, M.A. van Staalduin. Dordrecht, Netherland. Springer Science+Business Media B.V. 2012. 568 p. DOI: 10.1007/978-94-007-3886-7.
15. Piras F.M., Nergadze S.G., Poletto V., Cerutti F., Ryder O.A., Leeb T., Raimondi E., Giulotto E. Phylogeny of Horse Chromosome 5q in the Genus Equus and Centromere Repositioning // *Cytogenetic and Genome Research*. 2009. vol. 126(1-2). pp. 165-172.
16. Cai D., Zhuowei T., Lu H., Camilla F.S., Dongya Y.Y., Xiaolin M., Jian'en C., Hong Z., Hui Z. Ancient DNA provides new insights into the origin of the Chinese domestic horse // *Journal of Archaeological Science*. 2009. vol. 36 (3). pp. 835-842.
17. Goto H., Ryder O.A., Fisher A.R., Schultz B.P., Kosakovsky S.L., Nekrutenko A., Makova K.D. A massively parallel sequencing approach uncovers ancient origins and high genetic variability of endangered Przewalski's horses // *Genome Biology and Evolution*. 2011. vol. 3. pp. 1096-1106.
18. Librado P., Khan N., Fages A., Kusliy M.A., Suchan T., Tonasso-Calviere L. et al. The origins and spread of domestic horses from the Western Eurasian steppes // *Nature*. 2021. vol. 598. no. 7882. pp. 634-640.

19. Jansen T., Forster P., Levine M.A., Oelke H., Hurler M., Renfrew C., Weber J., Olek K. Mitochondrial DNA and the origins of the domestic horse // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2002. vol. 99 (16). pp. 10905-10910.
20. Warmuth V., Eriksson A., Bower M.A., Barker G., Barrett E., Hanks B.K., Li S., Lomitashvili D., Ochir-Goryaeva M., Sizonov G.V., Soyonov V., Manica A. Reconstructing the origin and spread of horse domestication in the Eurasian steppe // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2012. vol. 109(21). pp. 8202-8206.
21. Machugh D.E., Larson G., Orlando L. Taming the past: Ancient DNA and the study of animal domestication // *Annual Review of Animal Biosciences*. 2016. vol. 5. pp. 329-351.
22. Кассал Б.Ю. Дикие копытные на степной территории Среднего Прииртышья // *Степной бюллетень*. 2014 (зима). № 40. С. 44-47.
23. Кассал Б.Ю. Дикие лошади Среднего Прииртышья // *Табунное коневодство на юге Средней Сибири: Материалы. науч.-практ. конф. Абакан, 2014*. С. 39-43.
24. Lau A., Lei P., Hiroki G., Chemnick L., Ryder O.A., Makova K.D. Horse Domestication and Conservation Genetics of Przewalski's Horse Inferred from Sex Chromosomal and Autosomal Sequences // *Mol. Biol. Evol.* 2009. vol. 26(1). pp. 199-208.
25. Outram A.K., Stear N.A., Bendrey R., Olsen S., Kasparov A., et al. The earliest horse harnessing and milking // *Science*. 2009. vol. 323(5919). pp. 1332-1335.
26. Sarkissian C. der., Ermini L., Schubert M., Yang M.A., Librado P., et al. Evolutionary genomics and conservation of the endangered Przewalski's horse // *Curr. Biol.* 2015. vol. 25(19). pp. 2577-2583.
27. Orlando L., Ginolhac A.L., Zhang G., Froese D., Albrechtsen A., Stiller M. et al. Recalibrating Equus evolution using the genome sequence of an early Middle Pleistocene horse // *Nature*. 2013. vol. 499(7456). pp. 74-78.
28. Кассал Б.Ю. Практика загонных групповых охот на берегах сибирских рек в плейстоцене // *Омский научный вестник. Серия «Общество. История. Современность»*. 2016. № 1. С. 38-48.
29. Кассал Б.Ю. Культура загонных групповых охот в традиционном обществе неолита // *Традиционные общества: неизвестное прошлое: материалы XV Междунар. науч.-практ. конф. Челябинск: Южно-Урал. гос. гуман.-пед. ун-т, 2019*. С. 220-228.
30. Кассал Б.Ю. Биотические условия плейстоценовой миграции человека разумного *Homo sapiens* на Западно-Сибирскую равнину // *Исторический курьер*. 2020. № 4(12). С. 6-19.
31. Кассал Б.Ю. «Осколки» плейстоценовой мегафауны в степях Среднего Прииртышья // *Степной бюллетень*. 2014 (осень). № 42. С. 45-51.
32. Кассал Б.Ю. Влияние развивающегося коневодства в Среднем Прииртышье на диких лошадей // *Современные достижения и актуальные проблемы в коневодстве: Сб. докл. междунар. науч.-практ. конф. М.: ФГБНУ «ВНИИ коневодства», 2019*. С. 113-123.
33. Кассал Б.Ю. Развитие коневодства в Омской области // *Национальные приоритеты России*. 2019. № 2(33). С. 54-65.
34. Кассал Б.Ю. Голоценовое формирование териофауны Среднего Прииртышья // *Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России: материалы VIII Междунар. науч.-практ. конф. М., 2019*. С. 189-191.
35. Кассал Б.Ю. Трансформация тундростепей Прииртышья и формирование голоценовой териофауны // *Естественные науки и экология: межвуз. сб. науч. тр. Ежегод. Омск: ОмГПУ, 2019*. С. 92-99.
36. Pocheville A. The Ecological Niche: History and Recent Controversies // *Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences / Editors: T. Heams, Ph. Huneman, G. Lecointre, M. Silberstein. Springer. Dordrecht. 2015*. pp. 547-586.

Конфликт интересов: Автор декларирует отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией настоящей статьи.

Поступила в редакцию 20.09.2022

Принята к публикации 12.12.2022

A SCENARIO OF THE EVOLUTION OF WILD HORSES OF NORTHERN EURASIA

B. Kassal

All-Russian nongovernment organization “Russian Geographical Society”, Omsk Regional Branch,
Russia, Omsk
e-mail: BY.Kassal@mail.ru

In the Middle-Late Pleistocene, speciation of the Horses genus occurred during interglacial periods; extinction of species happened during periods of glaciation. For most species of horses, this pattern was confirmed by paleontological finds. Horses of several species were resistant to adverse environmental conditions during periods of glaciation, periodically enduring them for tens/hundreds of thousands of years. The average lifespan of a horse species during the Middle-Late Pleistocene – Holocene of Northern Eurasia was 353.13 ± 3.11 thousand years.

Key words: Pleistocene, Northern Eurasia, kind of Horse, view, evolution.

References

1. Cirilli O., Pandolfi L., Rook L., Bernor R.L. Evolution of Old World Equus and origin of the zebra-ass clade. *Scientific Reports*. 2021. vol. 11(1): 10156. DOI:10.1038/s41598-021-89440-9.
2. Kozhevnikov Yu.P., Zheleznov-Chukotskii N.K. *Beringiya: istoriya i evolyutsiya*. M.: Nauka, 1995. 383 s.
3. Weinstock J., Willerslev E., Sher A., Tong W., Ho S.Y.W., Rubenstein D., Storer J., Burns J., Martin L., Bravi C., Prieto A., Froese D., Scott E., Xulong L., Cooper A. Evolution, systematics, and phylogeography of Pleistocene horses in the New World: a molecular perspective. *PLOS Biology*. 2005. vol. 3(8). e241. DOI: 10.1371/journal.pbio.0030241.
4. Bondarev A.A., Kassal B.Yu. *Istoriya i perspektivy razvitiya teriofauny Srednego Priirtysh'ya*. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2009. N 6(100). S. 86-88.
5. Bondarev A.A., Kassal B.Yu. *Osnovnye tendentsii razvitiya fauny krupnykh mlekopitayushchikh v neopleistotsene Srednego Priirtysh'ya*. *Problemy ekologii: chteniya pamyati prof. M.M. Kozhova: tez. dokl. mezhdunar. nauch. konf. i mezhdunar. shkoly dlya molod. uchen. Irkutsk*, 2010. S. 125.
6. Flerov K.K. *Osnovnye cherty formirovaniya fauny mlekopitayushchikh chetvertichnogo perioda v severnom polusharii*. *Trudy Komissii po izucheniyu chetvertichnogo perioda*. T. 12. 1955. S. 121-126.
7. Zimov S.A., Chuprynin V.I., Oreshko A.P., Chapin F.S., Reynolds J.F., Chapin M.C. Steppe-tundra transition: a herbivore-driven biome shift at the end of the Pleistocene. *The American Naturalist*. 1995. vol. 146(5). pp. 765-794.
8. Arkhipov S.A. *Khronologiya geologicheskikh sobytii pozdnego pleistotsena Zapadnoi Sibiri*. *Geologiya i geofizika*. 1997. T. 38. N 1. S. 1863-1884.
9. Volkova B.C., Khazina I.V., Babushkin A.E. *Stratigrafiya pleistotsena Zapadnoi Sibiri i paleoklimaticheskaya shkala. Kvarter-2005: Materialy IV Vseros. soveshchaniya po izucheniyu chetvertichnogo perioda*. Syktyvkar: GEOPRINT, 2005. S. 77-78.
10. Gromova V.I. *Istoriya loshadei (roda Equus) v Starom Svete*. *Tr. Paleont. in-ta AN SSSR*. 1949. T. 17. Ch. 1. 373 s.
11. Kuz'mina I.E. *Loshadi Severnoi Evrazii ot pliotsena do sovremennosti*. *Trudy zoologicheskogo instituta*. T. 273. SPb.: ZIN, 1997. 224 s.

12. Loshadi: izobrazheniya. [Elektronnyi resurs]. URL: [http:// pixabay.com>ru/images/search/loshadi/](http://pixabay.com>ru/images/search/loshadi/) (data obrashcheniya: 05.09.2022).
13. Vdovin V.V., Mizerov B.V., Nikolaev V.A., Arkhipov S.A. Zapadno-Sibirskaya ravnina: istoriya razvitiya rel'efa Sibiri i Dal'nego Vostoka. M.: Nauka, 1970. 279 s.
14. Eurasian Steppes. Ecological Problems and Livelihoods in a Changing World / Editors: M.J.A. Werger, M.A. van Staaldin. Dordrecht, Netherland. Springer Science+Business Media B.V. 2012. 568 p. DOI: 10.1007/978-94-007-3886-7.
15. Piras F.M., Nergadze S.G., Poletto V., Cerutti F., Ryder O.A., Leeb T., Raimondi E., Giulotto E. Phylogeny of Horse Chromosome 5q in the Genus Equus and Centromere Repositioning. Cytogenetic and Genome Research. 2009. vol. 126(1-2). pp. 165-172.
16. Cai D., Zhuowei T., Lu H., Camilla F.S., Dongya Y.Y., Xiaolin M., Jian'en C., Hong Z., Hui Z. Ancient DNA provides new insights into the origin of the Chinese domestic horse. Journal of Archaeological Science. 2009. vol. 36 (3). pp. 835-842.
17. Goto H., Ryder O.A., Fisher A.R., Schultz B.P., Kosakovsky S.L., Nekrutenko A., Makova K.D. A massively parallel sequencing approach uncovers ancient origins and high genetic variability of endangered Przewalski's horses. Genome Biology and Evolution. 2011. vol. 3. pp. 1096-1106.
18. Librado P., Khan N., Fages A., Kusliy M.A., Suchan T., Tonasso-Calviere L. et al. The origins and spread of domestic horses from the Western Eurasian steppes. Nature. 2021. vol. 598. no. 7882. pp. 634-640.
19. Jansen T., Forster P., Levine M.A., Oelke H., Hurler M., Renfrew C., Weber J., Olek K. Mitochondrial DNA and the origins of the domestic horse. Proceedings of the National Academy of Sciences. 2002. vol. 99(16). pp. 10905-10910.
20. Warmuth V., Eriksson A., Bower M.A., Barker G., Barrett E., Hanks B.K., Li S., Lomitashvili D., Ochir-Goryaeva M., Sizonov G.V., Soyonov V., Manica A. Reconstructing the origin and spread of horse domestication in the Eurasian steppe. Proceedings of the National Academy of Sciences. 2012. vol. 109(21). pp. 8202-8206.
21. Machugh D.E., Larson G., Orlando L. Taming the past: Ancient DNA and the study of animal domestication. Annual Review of Animal Biosciences. 2016. vol. 5. pp. 329-351.
22. Kassal B.Yu. Dikie kopytnye na stepnoi territorii Srednego Priirtysh'ya. Stepnoi byulleten'. 2014 (zima). N 40. S. 44-47.
23. Kassal B.Yu. Dikie loshadi Srednego Priirtysh'ya. Tabunnoe konevodstvo na yuge Srednei Sibiri: Materialy. nauch.-prakt. konf. Abakan, 2014. S. 39-43.
24. Lau A., Lei P., Hiroki G., Chemnick L., Ryder O.A., Makova K.D. Horse Domestication and Conservation Genetics of Przewalski's Horse Inferred from Sex Chromosomal and Autosomal Sequences. Mol. Biol. Evol. 2009. vol. 26(1). pp. 199-208.
25. Outram A.K., Stear N.A., Bendrey R., Olsen S., Kasparov A., et al. The earliest horse harnessing and milking. Science. 2009. vol. 323(5919). pp. 1332-1335.
26. Sarkissian C. der., Ermini L., Schubert M., Yang M.A., Librado P., et al. Evolutionary genomics and conservation of the endangered Przewalski's horse. Curr. Biol. 2015. vol. 25(19). pp. 2577-2583.
27. Orlando L., Ginolhac A.L., Zhang G., Froese D., Albrechtsen A., Stiller M. et al. Recalibrating Equus evolution using the genome sequence of an early Middle Pleistocene horse. Nature. 2013. vol. 499(7456). pp. 74-78.
28. Kassal B.Yu. Praktika zagonnykh gruppovykh okhot na beregakh sibirskikh rek v pleistotsene. Omskii nauchnyi vestnik. Seriya "Obshchestvo. Istoriya. Sovremennost". 2016. N 1. S. 38-48.
29. Kassal B.Yu. Kul'tura zagonnykh gruppovykh okhot v traditsionnom obshchestve neolita. Traditsionnye obshchestva: neizvestnoe proshloe: materialy XV Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. Chelyabinsk: Yuzhno-Ural. gos. guman.-ped. un-t, 2019. S. 220-228.

30. Kassal B.Yu. Bioticheskie usloviya pleistotsenovoi migratsii cheloveka razumnogo Homo sapiens na Zapadno-Sibirskuyu ravninu. Istoricheskii kur'er. 2020. N 4(12). S. 6-19.
31. Kassal B.Yu. "Oskolki" pleistotsenovoi megafauny v stepyakh Srednego Priirtysh'ya. Stepnoi byulleten'. 2014 (osen'). N 42. S. 45-51.
32. Kassal B.Yu. Vliyanie razvivayushchegosya konevodstva v Srednem Priirtysh'e na dikikh loshadei. Sovremennye dostizheniya i aktual'nye problemy v konevodstve: Sb. dokl. mezhdunar. nauch.-prakt. konf. M.: FGBNU "VNII konevodstva", 2019. S. 113-123.
33. Kassal B.Yu. Razvitie konevodstva v Omskoi oblasti. Natsional'nye priority Rossii. 2019. N 2(33). S. 54-65.
34. Kassal B.Yu. Golotsenovoe formirovanie teriofauny Srednego Priirtysh'ya. Sokhranenie raznoobraziya zhyvotnykh i okhotnich'e khozyaistvo Rossii: materialy VIII Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. M., 2019. S. 189-191.
35. Kassal B.Yu. Transformatsiya tundrostepei Priirtysh'ya i formirovanie golotsenovoi teriofauny. Estestvennye nauki i ekologiya: mezhvuz. sb. nauch. tr. Ezhegod. Omsk: OmGPU, 2019. S. 92-99.
36. Pocheville A. The Ecological Niche: History and Recent Controversies. Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences. Editors: T. Heams, Ph. Huneman, G. Lecointre, M. Silberstein. Springer. Dordrecht. 2015. pp. 547-586.

Сведения об авторах:

Борис Юрьевич Кассал
 К.вет.н., доцент, ВОО «Русское географическое общество», Омское региональное отделение
 ORCID 0000-0001-8797-9597
 Boris Kassal
 Candidate of Veterinary Sciences, Associate Professor, All-Russian nongovernment organization "Russian Geographical Society", Omsk Regional Branch

Для цитирования: Кассал Б.Ю. Сценарий эволюции диких лошадей Северной Евразии // Вопросы степеведения. 2022. № 4. С. 83-93. DOI: 10.24412/2712-8628-2022-4-83-93