

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ КРАНИОМЕТРИЯ  
«ШАТИЛОВСКОГО ТАРПАНА»  
(*EQUUS GMELINI* ANTONIUS, 1912):  
ПРОБЛЕМА ВИДОСПЕЦИФИЧНОСТИ**

**Н. Н. Спасская<sup>1</sup>, И. Я. Павлинов<sup>2</sup>**

Зоологический музей МГУ

*e-mail*: <sup>1</sup>[equusnns@mail.ru](mailto:equusnns@mail.ru) <sup>2</sup>[igor\\_pavlinov@zmmu.msu.ru](mailto:igor_pavlinov@zmmu.msu.ru)

**Comparative craniometry of “Shatilov’s  
tarpan” (*Equus gmelini* Antonius, 1912):  
a problem of species status**

**N. N. Spasskaya, Igor Ya. Pavlinov**

Zoological Museum of Moscow University

Under consideration are similarity relations among “Shatilov’s tarpan” (2 spec.), several native breeds of the domestic horse (11 spec.), several bred groups of the Przewalskii horse (43 spec.), their hybrids (6 spec.), and the Polish horse (konik) (1 spec.). The numerical exploration was based on 82 skull and 30 dental measurements and involves dispersion and stepwise discriminant analyses, K-mean clustering, and multidimensional scaling (of both Euclidian and correlation distances). It is shown that the dental traits do not allow to discriminate between the horse groups being compared. Among the skull traits, no more than a dozen of them shows significant differences among those groups. The traits suggested by V. Gromova as diagnostic for the tarpan are shown to be sex-dependent and so are of little taxonomic value. By most of the skull traits, one of the specimens of “Shatilov’s tarpan” is unambiguously classified as a domestic horse, while another one and the Polish horse are grouped either with hybrids or with most recent Przewalskii horse breeds. It is concluded that the nominal taxon *Equus gmelini* Antonius, 1912, as it is typified by the “Shatilov’s tarpan” specimens, is conspecific with the domestic horse, *Equus caballus* Linnaeus, 1758.

*Тарпан водился в Южной России, и изучение его было нашим долгом, а между тем на глазах Академии Наук, на виду Ришельевского лицея, Новороссийского университета и образованного общества он угас, никем не обследованный.*

А.А. Браунер (1922, с. 185)

Первое описание тарпана привел С.Г. Гмелин в «Путешествии по России для исследования трех царств естества» (Гмелин, 1771). Однако официальное научное название *Equus gmelini* ему дал О. Антониус значительно позже (Antonius, 1912).

Одни исследователи признавали видовую самостоятельность этой дикой лошади, отличая степного тарпана от лошади Пржевальского, и поддерживали мнение о двух видах диких лошадей, живших в исторически недавнем прошлом на территории Евразии (Шатилов, 1884; Брандт, 1884; Черский, 1891; Кеппен, 1895; Заленский, 1902; Кулагин, 1904; Кашенко, 1907; Браунер, 1922, 1923; Громова, 1949, 1959, 1963). Высказывалось, однако, предположение о тарпане как об одичавшей либо гибридной форме домашних лошадей (Анучин, 1896; Тихомиров, 1898). Подтверждалась эта точка зрения наличием свешивающейся гривы у последних живых исследованных тарпанов.

В.Г. Гептнер (1955; Гептнер и др. 1961), исходя из концепции политипического вида, объединил в один вид *Equus przewalskii* Poljakov, 1881 три подвида: южнорусского степного тарпана (*E. p. gmelini*), лесного тарпана (*E. p. silvaticus*) и джунгарского, или восточного тарпана (*E. p. przewalskii*). Вслед за ним ряд систематиков также использовали в своих работах эту классификацию (Nobis, 1955, 1971; Хавесон, 1958; Dietrich, 1959: цит. по Кузьминой, 1997, с. 107).

В наиболее объединительной концепции в единый вид *Equus caballus* L., 1758 попадают все плейстоценовые и голоценовые лошади, дикий же тарпан получает статус подвида, носящего название *E. c. ferus* (Groves, 1986; Bennett, Hoffmann, 1999) или *E. c. gmelini* (И. Соколов, 1959; В. Соколов, 1979; Каталог млекопитающих..., 1981; Grubb, 2005; Павлинов, 2006).

Современные попытки уточнить видовые границы кабаллоидных лошадей (и в том числе разрешить вопросы доместикации) на молекулярно-генетической основе пока терпят неудачу (Lister et al., 1998; Vila et al., 2001; Kruger et al., 2005; Weinstock et al., 2005). Дополнительно осложняет проблему возможность межвидового скрещивания лошадей с образованием плодовых гибридов.

Попытки выявить диагностические морфологические признаки тарпана предпринимались с конца XIX века, но сохранившиеся остеологические материалы всего от двух животных (т.н. «шатиловский тарпан») осложняли возможность точной видовой диагностики.

Одним из первых использовал краниметрические данные тарпана И.С. Поляков (1881) при описании нового вида диких лошадей — *Equus przewalskii*. Он не выделял тарпана в отдельный вид, рассматривая его в группе с остальными домашними лошадьми.

Более подробно исследовал имеющиеся в его распоряжении скелетные остатки двух тарпанов И.Д. Черский, проведший сравнение с породами домашних лошадей и с лошадью Пржевальского, с куланами и осликами. По его описанию «лошади эти: среднелобые, с довольно узкой мозговой частью черепа, но с сильно выдающейся простой макушкой, с вообще плоским лбом, заметно наклоняющимся к корню носа и более или менее вдавленным между глазницами, надбровные части которых вздуты и выдаются над лобной плоскостью; короткая, но широкая морда с сильно развитыми верхнечелюстными гребнями, сжата по направлению к довольно высокому, округленно-четыреугольному, но суженному кверху и поэтому не прямоугольному носовому своду, который в пределах корня носа понижается и плавно и полого переходит в слезные кости, вдавленные только в их лобных отростках и вздутые спереди; профиль вогнутый к лобно-носовому шву и более или менее волнистый. Зубы вообще со слабо или очень слабо развитыми передними лопастями внутренних петель в верхней челюсти...» (Черский, 1891, с. 430). Упомянул И.Д. Черский еще несколько характерных для тарпана признаков: восходящие ветви нижнечелюстной кости совершенно прямые, а не дугообразно выгнутые; широкая передняя грань на верхних Р2.

Позднее В.И. Громова (1959, 1963) сравнивала скелетные структуры тарпана с другими дикими лошадьми. Имея возможность использовать серии черепов (в частности, по лошади Пржевальского), она уточнила некоторые данные, например, по поводу короткомордости тарпана. «С полным правом можно утверждать, что тарпан имеет приблизительно то же соотношение между лицевым и мозговым отделами черепа, как и лошадь Пржевальского; самое большее, о чем может идти речь, это о слабом отличии индексов в их средних величинах. Ходячее мнение об исключительной короткомордости тарпана должно быть оставлено» (Громова, 1959, с. 108). Тарпан, по мнению В.И. Громовой, отличает-

ся узкой мозговой частью, как в расширенном ее отделе, так и в заглазничном сужении; большим индексом сошниковой вырезки; глазницы направлены несколько более вперед, за счет более сильно выступающих в стороны задних краев глазниц по сравнению с передними; затылок значительно ниже; лоб между глазами плоский, линия профиля вогнута; нижняя челюсть уже и ниже, исключая ширину в суставных отростках; молярный отдел зубного ряда относительно короче, чем у других видов.

Из признаков зубной системы для тарпана, как отмечала В.И. Громова (1963), характерны более короткий протокол с почти полным отсутствием борозды вдоль внутренней поверхности; лучше развитая шпора и несколько более обильные и тонковолокнистые стенки марок; выпуклая стенка верхнего М<sup>3</sup> и субтреугольная жевательная поверхность с большим двулопастным добавочным островком эмали; обе части двойной петли нижних зубов более скошены к оси зуба.

Но выделенные признаки могли отражать индивидуальную изменчивость; кроме того, стоит напомнить, что последние тарпаны были кастрированными животными и содержались в стойлах. Эти обстоятельства позволили некоторым палеонтологам и археозологам (Davis, 1987; Levin, 1999) усомниться в возможности использования выделенных диагностических признаков для идентификации тарпана в палеолитических и неолитических материалах. Таким образом, на начало XXI века заметного прогресса в решении проблемы видоспецифичности не произошло, тарпан так и остался «темной лошадкой».

Ряд исследований предыдущих лет был не лишен определенных недочетов, прежде всего связанных с крайне малым объемом исследованного материала. Сравнение проходило поэкземплярно, с единичными черепами отдельных пород домашних лошадей, без учета результатов селекции и доместикации.

Целью настоящей работы было выяснение вопроса о диагностических признаках и видовой принадлежности сохранившихся остеологических материалов «шатиловского тарпана» с помощью современных статистических методов. Располагая более объемными сериями остеологических материалов по другим видам лошадей, авторы стремились исключить влияние индивидуальных вариаций на результаты сравнений. Впервые проведено сравнение тарпана с домашними лошадьми аборигенных пород (монгольской, казахской, китайской, польским коником).

## Материал

Были исследованы единственные ныне доступные краниометрические материалы по «шатиловскому тарпану» (2 экз.), а также лошади Пржевальского (43 экз.), гибридам домашней лошади и лошади Пржевальского (6 экз.), домашней лошади (11 экз., представлены аборигенные монгольская, казахская и китайская породы) и польского коника (1 экз.). Материалы хранятся в коллекциях: Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова (ЗМ МГУ); Зоологического института РАН (г. С-Петербург, ЗИН); Зоологического музея Томского Государственного Университета; Государственного Биологического музея им. К.А. Тимирязева (г. Москва); Государственного Дарвиновского музея (г. Москва); Зоологического музея биосферного заповедника «Аскания-Нова» (Украина); Национального научно-природоведческого музея (г. Киев, Украина); Национального музея (г. Прага, Чехия); Музея лошади (г. Слатиняны, Чехия).

Выборка «шатиловского тарпана» (группа **Eg**) включает экземпляры, составляющие типовую серию таксона *Equus gmelini* Antonius:

*Лектотип* S-94535 (ЗМ МГУ), череп без нижней челюсти, самец, взрослый. Место сбора: «Заградовская степь на правом берегу Днепра, в самых низовьях, близ Херсона» [Украина, Херсонская обл.] 1866 г. Колл. Шатилов И.Н. (Борисенко и др., 2001).

*Паралектотип* № O.521 (ЗИН), череп, посткраниальный скелет, самец, взрослый. Таврическая губ. [Херсонская обл.], Рахмановская степь, И.Н. Шатилов. (Абрамов и др., 1992).

Поскольку для лошади Пржевальского показано сильное влияние на внутривидовую изменчивость доместикационных процессов и времени разведения в неволе (Spasskaja, 2000; Спасская, 2001, 2005), материалы по этому виду были разделены на следующие группы:

**W** — группа животных, добытых в природе, 8 экз.;

**EX** — группа животных, экспортированных из природы в зоопарки в конце XIX — начале XX веков, 2 экз.;

**G1** — группа включает первые несколько поколений лошадей, родившихся в неволе: линия разведения № 2 или «старая асканийская» (Климов, Орлов, 1982), существовала с 1905 по 1949 г. (Bouman, 1982), ее основателями являются животные, отловленные в природе, 5 экз.;

**G2** — группа представляет первый этап смешивания линий разведения в результате обмена производителями между центрами содержания лошадей Пржевальского: включает особой линии разведения №10, или смешанной мюнхенско-пражской (Bouman, 1982).

Развивается с 1967 г. с влиянием Орлицы III (последняя отловленная в природе в 1947 г. лошадь Пржевальского), 17 экз.;

**G3** — группа особей смешанных линий разведения, появившихся с середины 1970-х гг., когда на международном уровне было решено интенсифицировать размножение все еще немногочисленного вида за счет увеличения числа производителей и активного обмена животными между центрами разведения, 11 экз.

Выборки домашних лошадей и их гибридов с лошадью Пржевальского обозначены далее в тексте как **Eg** и **H**, соответственно; экземпляр польского коника обозначен как **Ko**.

Для краниальной части взято 82 промера и для зубов 30 промеров. Методика краниометрических промеров использовалась общепотребительная (Громова, 1949, 1959; Eisenmann, 1980; Eisenmann et al., 1988).

### Методы

Основная проблема выбора методов для оценки морфометрических особенностей тарпана — слишком маленький объём выборки и её неоднородность в отношении разделения на группы, с одной стороны, и очень большое количество признаков, с другой стороны. Поэтому использовали несколько методов, главным образом непараметрических, не очень жёстко связанных с ограничениями на характер распределения признаков и позволяющих решить основную задачу — определить положение тарпана в структуре сходственных отношений между лошадью Пржевальского и домашней лошадью.

Дисперсионный анализ применяли для выявления признаков, дающих наибольший вклад в различия между группами, в возрастные (для зубов) и половые различия. Исследовали различия по черепным и зубным признакам. Использовали модель III MANOVA (одноуровневый дизайн). Значимость различий определяли по F-критерию при  $p = 0.005$ .

Дискриминантный пошаговый анализ проводили отдельно по зубным и черепным признакам. Различия между группами анализировали с исключением и включением тарпанов. Основное внимание уделяли апостериорным вероятностям отнесения тарпана и польского коника к группам лошади Пржевальского и домашней, а также расстоянию Махаланобиса  $D^2$  между выделенными группами. Для выявления устойчивой классификации меняли значения F-критерия отбора признаков от 1.0 до 3.0.

Многомерное шкалирование (МШ) матриц евклидовых и корреляционных расстояний, вычисленных по средним для групп значениям признаков (зубные и черепные признаки отдельно), применяли для выявления сходственных отношений между группами. Признаки, дающие наибольший вклад в эти отношения, выявляли, вычисляя корреляции между координатами групп в пространстве осей МШ и признаками.

Кластерный анализ также проводили по средним для групп значениям краниометрических признаков. С помощью алгоритма К-средних определяли число и состав кластеров, оптимальным образом обобщающих исследуемое разнообразие при  $K = 2$  и  $K = 3$ .

Метод профилей применяли для дополнительного анализа различий между группами по признакам, по которым показаны статистически значимые различия между группами.

Все вычисления проводили в пакете статистических программ Statistica 7.0.

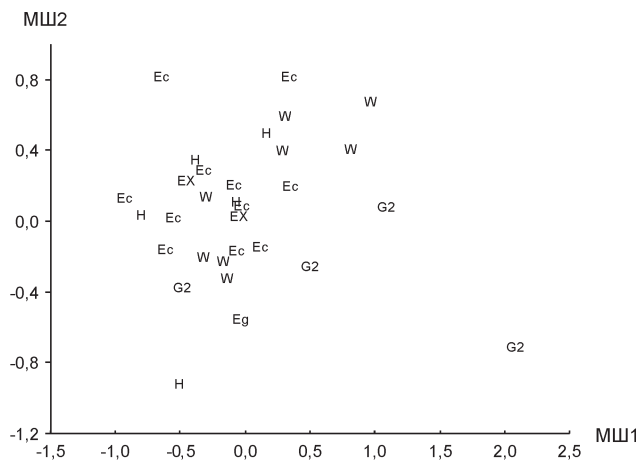
## Результаты

### Анализ зубных признаков

В этом анализе выборка тарпана включает только экземпляр № О.521, поскольку на другом черепе (S-94535 ЗМ МГУ) зубные коронки сильно стерты.

По результатам дисперсионного анализа различий между группами W EX G1 H Es, более половины дисперсии приходится на неопределённую изменчивость, совокупное факторное влияние различий между названными группами, возрастными и полами объясняет 43.6% общего разнообразия. При этом на различия между группами приходится 18.5% общего разнообразия, почти столько же — на возрастные различия, наименьшие — на половые различия. Суммарный эффект по всем признакам (критерий Уилкса) минимально значим ( $p < 0.05$ ) для межгрупповых различий, для остальных факторов (пол, возраст) эффекты незначимы. По отдельным признакам различия не достигают статистически значимого уровня ни для одного из факторов.

Таким образом, какие-либо статистически значимые и заслуживающие дальнейшего обсуждения особенности выделенных групп лошадей по зубным признакам на имеющемся материале не выражены. Всё же интересно отметить, что наибольший вклад в различия между группами вносят пары скоррелированных между собой признаков (что косвенно указывает на неслучайный характер этих



**Рис. 1.** Распределение экземпляров лошадей в пространстве осей многомерного шкалирования (МШ1, МШ2) для зубных признаков. Обозначения групп см. в тексте.

**Fig. 1.** Scatter-plot of distribution of horse specimens in multi-dimensional scaling space (MШ1, MШ2) based on dental traits. See text for the group designation.

результатов): ширины коронок P3 и P4, длина коронки M3 и длина протокона M3; в половые различия — ширины коронок P4 и M1.

Дискриминантный пошаговый анализ различий между группами W, G1, H, Ec показал, что наиболее сходны между собой пары W и G1, H и Ec: в пределах этих пар дистанции Махаланобиса 4.11 и 2.05, соответственно; между ними — 10.39 до 17.01. Вероятность отнесения тарпана к группе домашних лошадей 0.89, к группе гибридов — 0.11, к лошади Пржевальского — около нуля.

Иной результат получен на основе многомерного шкалирования (МШ) матрицы корреляционных расстояний между экземплярами. В данном случае не выявлено каких-либо чётких группировок, причем тарпан обнаруживает явное сходство с лошадьми Пржевальского (рис. 1).

### Анализ черепных признаков

Половые различия статистически значимы по максимальной ширине мозговой коробки (Ш48,  $F=13.9$ ) и высоте черепа у P2 (B51,  $F=12.4$ ). Поскольку выделенные для исследования группы различа-



**Табл. 1.** Признаки, отличающие тарпана от лошади Пржевальского, домашней лошади и их гибридов по результатам дисперсионного анализа

**Table 1.** Characters distinguishing the tarpan from the groups of Przewalskii horse, domestic horse, and their hybrids by dispersion analysis

Группы	Признаки
W	Расстояние от сошниковой вырезки до заднего края неба (Д3); длина хоанальной трубки (Д14); расстояние от заднего края носовой вырезки до переднего края орбиты (Д22); максимальная ширина хоан (Ш34); высота черепа у М3 (В53). $F > 10$
EX	Максимальная ширина хоан (Ш34); максимальная ширина внешнего выступа затылка (Ш50). ( $F > 35$ , различия незначимы)
G1	Расстояние от заднего края носовой вырезки до переднего края орбиты (Д22). $F = 81$
G2	Длина хоанальной трубки (Д14); минимальная ширина хоан (Ш35); максимальная ширина внешнего выступа затылка (Ш50). $F > 10$
G3	Анатомическая мозговая ось (Д25); минимальная ширина хоан (Ш35); максимальная ширина внешнего выступа затылка (Ш50). $F > 14$
H	Ширина неба у Р2 (Ш31); максимальная ширина внешнего выступа затылка (Ш50). $F > 24$
Ec	Расстояние от сошниковой вырезки до заднего края неба (Д3). ( $F = 16$ )

Примечание. Обозначения групп см. в тексте.

ются соотношением полов, оба признака исключены из дальнейшего анализа.

При сравнении всех групп (включая тарпана) значимые различия ( $F > 3.7$ ) показаны по признакам: премолярная орбито-лицевая длина (Д21), расстояние от заднего края носовой вырезки до переднего края орбиты (Д22), анатомическая мозговая ось (Д25), ширина диаграммы (Ш30), максимальная ширина хоан (Ш34), минимальная ширина хоан (Ш35), максимальная ширина внешнего выступа затылка (Ш50), минимальная ширина скуловой дуги (Ш54), ширина внешнего слухового прохода (Ш57).

Попарное сравнение тарпана с разными группами лошади Пржевальского и с домашней лошастью на основе дисперсионного анализа показал значимые отличия по следующим признакам (табл. 1.).

**Табл. 2.** Постериорные вероятности принадлежности черепов тарпана и польского коника к группам лошади Пржевальского, домашней лошади и их гибридов по результатам дискриминантного анализа

**Table 2.** Posterior probabilities of allocation of the skulls of tarpan and Polish horse to the groups of Przewalskii horse, domestic horse, and their hybrids after discriminant analysis

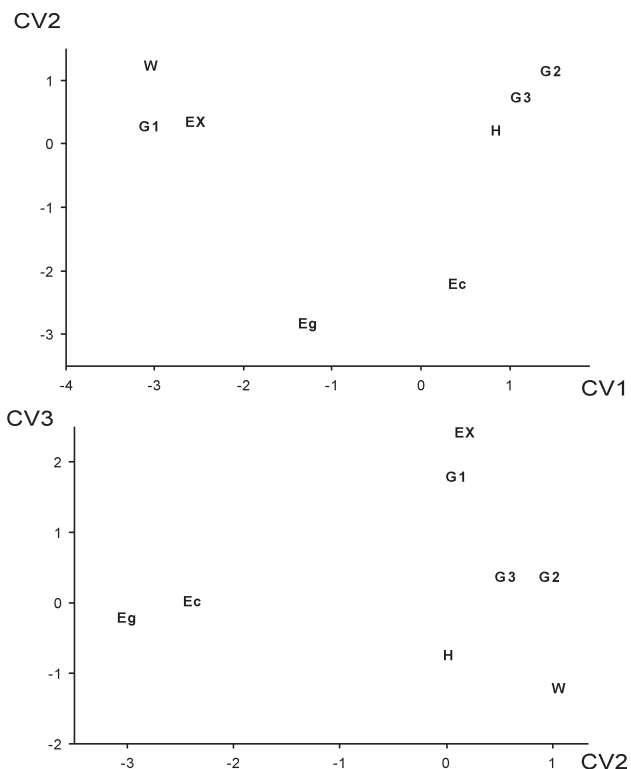
Экземпляр	Вероятность принадлежности к группе при данном F				
	F = 1.0	F = 1.5	F = 2.0	F = 2.5	F = 3.0
Eg S-94535	Ec = 0.99	Ec = 0.99	Ec = 0.99	Ec = 0.99	Ec = 0.99
Eg O.521	W = 0.99	H = 0.68	H = 0.72	G2 = 0.67	Ec = 0.93
Ко	H = 0.99	H = 0.95	G2 = 0.61 H = 0.37	G2 = 0.47 H = 0.43	G3 = 0.47 H = 0.35

Примечание. Обозначения групп см. в тексте.

Как видно, по наибольшему числу признаков тарпан отличается от диких лошадей Пржевальского (группа W), по наименьшему (если принимать во внимание также уровень значимости) — от домашних лошадей (группа Ec).

С помощью дискриминантного анализа всех групп лошадей при максимальном значении критерия отбора  $F = 3.0$  **выбрано 6 признаков**, из них с первой канонической переменной (CV1, 47% объяснённой дисперсии) скоррелированы премолярная орбито-лицевая длина (D21) и ширина диастемы (Ш30); со второй (CV2, 18% объяснённой дисперсии) — минимальная ширина хоан (Ш35) и межглазничная ширина (Ш45); с третьей переменной (CV3, 16% объяснённой дисперсии) — также ширина диастемы (Ш30). При снижении критерия отбора до  $F = 2.0$  число выбранных признаков увеличилось до десяти: к вышеперечисленным добавились анатомическая мозговая ось (D25), ширина затылочного отверстия (Ш36), ширина мозговой коробки в заглазничном сужении (Ш47), вертикальный поперечник глазницы (Ш56). Из них признак D25 с довольно высокой нагрузкой вошел в CV1, признаки Ш47 и Ш56 — в CV3.

Вычисление расстояний Махаланобиса (при  $F = 3.0$ ) **между тарпаном** и прочими группами показало следующее. Наименьше различия получены при его сравнении с домашней лошадью ( $D^2 = 8.97$ ), наибольшие — с лошадью Пржевальского группы W ( $D^2 = 25.03$ ), при прочих сравнениях значения названного показателя составляют от 16.78 (с группой гибридов) до 27.40 (с группой G2).



**Рис. 2.** Распределение центроидов групп лошадей в пространстве первой (CV1), второй (CV2) и третьей (CV3) канонических переменных для черепных признаков. Обозначения групп см. в тексте.

**Fig. 2.** Scatter-plot of distribution of horse group centroids in the canonical variables space (SV1, CV2, CV3) for skull traits. See text for the group designation.

Анализ апостериорных вероятностей, с которыми черепа тарпанов и польского коника отнесены к группам черепов лошадей Пржевальского, домашней лошади и их гибридов при разных пороговых значениях F показал следующее (табл. 2). Лектотип Eg S-94535 во всех вариантах с максимальной вероятностью классифицирован как череп домашней лошади. В отличие от этого, экземпляр Eg O.521 при наиболее слабом критерии отбора при-

знаков отнесен к лошади Пржевальского (группа W), при его ужесточении он попадает либо в группу гибридов (H), либо в одну из групп смешанных линий разведения (G2); в последних случаях вероятности невысокие. Наконец, классификация коника также достаточно неопределенная: чаще он попадает в группу гибридов, в виде исключения — в одну из групп лошади Пржевальского (G2) или в группу домашних лошадей (Ec).

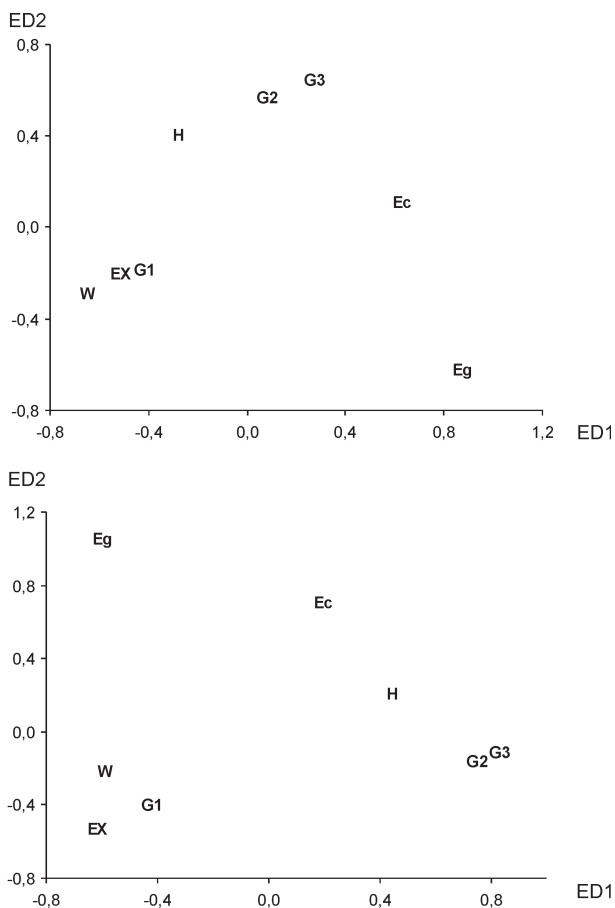
Распределение центроидов всех групп в пространстве первых двух канонических переменных (рис. 2, верх) показывает четкое разделение групп лошадей Пржевальского и гибридов на две основные совокупности: (W EX G1) и (G2 G3 H). Тарпан и домашняя лошадь на этом распределении близки друг к другу, причем по градиенту первой канонической переменной первый расположен между Ec и группой (W EX G1). Однако в пространстве второй и третьей канонических переменных (рис. 2, низ) группировки иные: по значениям CV2 четко обособлена пара Eg и Ec, прочие группы существенно удалены от них. Это второе распределение объясняет, почему по суммарному сходству (расстояние Махаланобиса) тарпан ближе всего к домашней лошади.

Поскольку объём группы тарпана минимален, его вклад в полученные выше оценки значимости различий, основанные на сравнениях дисперсий, также минимален. В связи с этим для выявления деталей сходственных отношений тарпана с прочими группами, не связанных с указанным ограничением, проведён анализ, основанный на фенетических расстояниях.

Кластерный анализ (метод K-средних) различий между группами по всем признакам показал следующее. При  $K = 2$  выделены группы (W EX G1 H), (G2 G3 Ec Eg); при  $K = 3$  выделены группы (W EX G1), (G2 G3 H) и (Ec Eg).

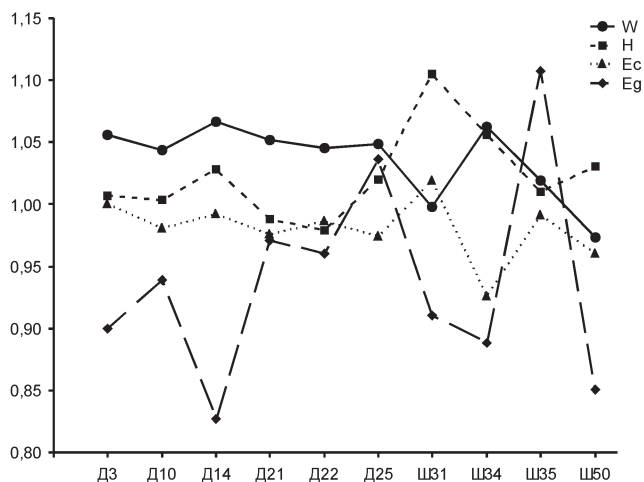
Многомерное шкалирование матриц евклидовых (ED) и корреляционных (CD) расстояний, рассчитанных между центроидами групп по всем признакам, показало достаточно сходные распределения групп в пространстве первых двух осей МШ (рис. 3). Отмечена устойчивость группировок (W EX G1) и (G2 G3), определённая близость групп Ec и Eg, при этом по одной из осей тарпан наиболее обособлен от первой из этих группировок, по другой наиболее сходен с ней.

О сходстве этих распределений свидетельствует высокое подобие матриц евклидовых и корреляционных дистанций (коэффициент кофенетической корреляции 0.82), а также очень высокие корреляции



**Рис. 3.** Распределение центроидов групп лошадей в пространстве осей многомерного шкалирования, рассчитанных по евклидовым (ED1, ED2) и корреляционным (CD1, CD2) расстояниям для черепных признаков. Обозначения групп см. в тексте.

**Fig. 3.** Scatter-plot of distribution of horse group centroids in the multidimensional scaling space based on Euclidian (ED1, ED2) and correlation (CD1, CD2) distances for skull traits. See text for the group designation.



**Рис. 4.** Профили средних значений некоторых наиболее диагностических признаков черепа для групп лошадей. Обозначения групп и признаков см. в тексте.

**Fig. 4.** Profiles of mean values of some most diagnostic skull traits for the horse groups. See text for the group and character designations.

между осями ED и CD при их реципрокном сравнении: для пары ED1–CD2 корреляция 0.84, для пары ED2–CD1 корреляция 0.91. Соответственно, сходными оказываются и корреляции осей МШ с признаками. С осями, по которым проявляются максимальные отличия тарпана от лошадей Пржевальского (ED1 и CD2), в обоих случаях наиболее скоррелированы основная (базальная) длина (Д1), расстояние от сошниковой вырезки до заднего края неба (Д3), передняя глазная линия (Д15), анатомическая лицевая ось (Д26). С противоположными осями, соответствующими их максимальному сходству (ED2 и CD1), наиболее скоррелированы высота черепа между P4 и M1 (B52) и высота затылка малая (B58). Кроме перечисленных признаков, в отличия тарпана от группы лошади Пржевальского существенный вклад вносят: по евклидовым расстояниям — максимальная ширина хоан (Ш34), по корреляционным расстояниям — длина зубного ряда (Д10), длина хоанальной трубки (Д14), высота затылка большая (B59).

Для более предметного анализа сходств и различий исследуемых объектов применён метод профилей (рис. 4): в этот анализ включены

признаки, которые позволяют наиболее выразительно охарактеризовать краниометрическую специфику черепа тарпана; рассматриваются только группы W, H, Ec, Eg. Наиболее резко специфика тарпана проявляется по уменьшенной длине хоанальной трубки (Д14), также по укороченному расстоянию от сошниковой вырезки до заднего края неба (Д3), уменьшенной максимальной ширине внешнего выступа затылка (Ш50), несколько суженной ширине неба у P2 (Ш31). Его сходство с домашней лошастью (группа Ec) наиболее выражено по уменьшенной максимальной ширине хоан (Ш34); сходство с дикими в природе лошадьми Пржевальского (группа W) — только по анатомической мозговой оси (Д25) (сходно с группой H).

### Обсуждение

Выделение тарпана как самостоятельного вида диких лошадей базировалось, прежде всего, на экстерьерных признаках. Однотонная (мышастая) масть, сопровождающаяся темными ремнем (полосой по спине) и зеброидностью (полосками на ногах); наличие стоячей гривы и менее пушистый хвост — эти признаки устойчиво проявлялись во многих поколениях диких лошадей и описывались наблюдавшими их в природе исследователями. В тоже время выделение четких диагностических краниологических признаков было затруднительно, что объяснялось в первую очередь малочисленностью остеологического материала.

С конца XIX века рядом исследователей высказывалось мнение о гибридном происхождении последних исследованных тарпанов. Но И.Д. Черский и В.И. Громова настаивали на наличии видоспецифичных черт, в том числе в черепе. При этом особо отмечалось, что если экземпляры и имеют гибридное происхождение, то из-за большой консервативности краниальной части это не будет проявляться сколько-нибудь существенно (Громова, 1953).

Среди выявленных нами признаков, наиболее существенно отличающих тарпана от других исследованных групп лошадей, одни совпадают с указанными В.И. Громовой: это расстояние от сошниковой вырезки до заднего края неба (Д3), длина зубного ряда (Д10). Другие совпадают с отмеченными И.Д. Черским: таковы основная базальная длина (Д1), передняя глазная линия (Д15) и анатомическая лицевая ось (Д26). Впрочем, заметим, что различия по последним трем признакам не слишком существенны, поэтому они не вошли в список, проанализированный нами с помощью метода профилей.

Следует подчеркнуть, что отмеченные В.И. Громовой (1959) специфические признаки тарпана, выражающиеся в более низком лицевом отделе (B51) и более узкой мозговой части (Ш48), по нашим оценкам подвержены существенным половым различиям. Поскольку оба экземпляра «шатилловского тарпана» — самцы, то принятые В.И. Громовой за видовую специфичность особенности черепов, скорее всего, скорее всего отражают половые различия, а не видовые. А.А. Браунер (1922) указывал, что узкий череп может быть следствием кастрации жеребцов.

Кроме того, нам удалось выявить такие промеры черепа, на которые ранее исследователи не обращали особого внимания, а по нашим материалам они оказались наиболее дифференцирующими. Это длина хоанальной трубки (Д14), ширина неба у P2 (Ш31), высота челюсти у середины M1 (Ш50): все эти показатели наименьшие у тарпана в сравнении с другими изученными нами группами лошадей. На этом основании мы можем полагать, что предпринятый нами комплексный количественный анализ краниометрии тарпана в сравнении с другими кабаллоидными лошадьми, несмотря на крайнюю ограниченность данных, себя оправдал.

По строению хоан отличия тарпана весьма интересны: у него не только меньше длина трубки, но и несколько иная форма вырезки — более расширенная в задней части и суженная в передней. Связь между степенью двигательной активности и величиной носовых отверстий (особенно внутренних) показана в нескольких работах (Гептнер, 1972; Рудик, 1972). Для лошадей Пржевальского, содержащихся в течение ряда поколений в условиях неволи, зарегистрировано уменьшение размера хоан как следствие снижения двигательной нагрузки и объема воздушного потока, проходящего через дыхательные пути (Спаская, 2001).

В целом следует отметить, что во всех случаях с использованием разных методов тарпан сближается с домашними аборигенными породами; для обеих форм весьма специфична максимальная ширина хоан (Ш34). Ряд признаков сближает тарпана с домашней лошастью и гибридными особями, в равной степени отличая их от лошади Пржевальского: это премолярная орбито-лицевая длина (Д21) и расстояние от заднего края носовой вырезки до переднего края орбиты (Д22). С лошастью Пржевальского (но также и с гибридами) тарпана сближают только размеры анатомической мозговой оси (Д25).

Столь упорное «стремление» тарпана при классификации объединяться с домашней лошастью, а не с лошастью Пржевальского,



может указывать на гибридное происхождения его представителей, материалы по которым попали в научные коллекции.

Действительно, еще при первом описании тарпана С.Г. Гмелин писал: «Дикий жеребец весьма падок до домашних кобыл; и есть ли он может успеть в своем намерении, то конечно не опустит столь желанного случая, но уводит их с собою... Когда дикий жеребец сойдется с домашнею кобылою, то от этого совокупления родится ублюдок, который заимствует по несколько от домашней и от дикой лошади» (Гмелин, 1771, с. 71). Косвенным признаком гибридизации может служить указание П.И. Рычкова (1762) на разнообразие мастей виденных им тарпанов: «... шерстью саврасые и голубые, а хотя и другими шерстями бывают, но редко» (цит. по: Рычков, 1949, с. 91). П.С. Паласс (1780) также упоминает, что дикие жеребцы угоняли домашних кобыл. Д.Н. Анучин, подводя итог собранным им сведениям о тарпанах, считал, что «... уже с половины XVIII века косяки тарпанов состояли на одну треть или более из отбитых домашних кобыл и ублюдков» (Анучин, 1896, с. 30).

Один из последних живых тарпанов, доставленный в Санкт-Петербург в 1862 г. и осмотренный авторитетными специалистами, в том числе академиком А.О. Брандтом, вызвал разочарование, т.к. представлял собою «...лошадку, неодаренную никакими особенными характерными признаками, приписываемыми настоящим тарпанам путешественниками прошлого столетия» (Брандт, 1884, с. 931). Главная особенность экстерьера, которая по мнению многих указывала на нечистокровность животных, — наличие длинной свешивающейся гривы и пушистого хвоста.

Активное хозяйственное освоение степей, сопровождавшееся увеличением численности народонаселения и поголовья скота, распашкой земель приводили к сокращению пригодных для обитания диких лошадей территорий. Охота на тарпанов сокращала их численность. В сложившейся ситуации дикие жеребцы могли активно угонять домашних кобыл, а свободно выпасающиеся домашние лошади могли допускать присоединение к ним диких кобыл с потомством, которые остались без жока. Процессу смешения способствовала способность лошадей к скрещиванию с образованием плодovитого потомства.

### Заключение

Полученные результаты показывают, что по большинству исследованных зубных и черепных признаков, которые позволяют различать формы современных диких и домашних кабаллоидных лоша-

дей, «шатиловский тарпан» обнаруживает значительное сходство с аборигенными породами домашней лошади.

На этом основании можно сомневаться в правомочности выделения таксона *Equus gmelini* Antonius, 1912, как он определен типовой серией черепов «шатиловского тарпана», в самостоятельный вид, отличный от домашней лошади *Equus caballus* Linnaeus, 1758. По всей очевидности, «шатиловского тарпана» и домашнюю лошадь следует считать конспецифичными, а первое из указанных названий считать младшим субъективным синонимом второго.

Следует, однако, подчеркнуть, что последнее заключение верно лишь в отношении типовой серии *Equus gmelini* Antonius, 1912. Кроме того, имея в виду небольшой объем фактических материалов, полученные количественные оценки следует считать не строгими, а скорее «прикидочными». Мы не исследовали серийные костные материалы по диким лошадям, населявшим степи Европы в историческое время. Данное обстоятельство необходимо принимать во внимание, рассматривая, в частности, предложение В.Г. Гептнера (1955; Гептнер и др., 1961) считать европейскую и центральноазиатскую формы диких кабаллоидных лошадей подвидами одного политипического вида. Чтобы выяснить, реален ли вид «тарпан» в таком его понимании, необходим пересмотр палеонтологических и археозоологических материалов с учётом показанных выше краниометрических особенностей типов «шатиловского тарпана».

### Список литературы

- Абрамов А.В., Барышников Г.Ф., Тихонов А.Н. 1992. Каталог типовых экземпляров коллекции Зоологического института РАН. Млекопитающие (Mammalia). Вып. 3. СПб.: ЗИН РАН. 28 с.
- Анучин Д.Н. 1896. К вопросу о диких лошадях и об их приручении в России // Журн. Мин-ва Нар. Прос. 75 с.
- Борисенко А.В., Крускоп С.В., Павлинов И.Я., Спасская Н.Н. 2001. Класс Mammalia // Типы позвоночных в Зоологическом музее Московского университета. Сб. тр. Зоол. муз. МГУ. Т. 41. С. 163–228.
- Брандт А.О. 1884. Дикая лошадь // Нива. № 38 С. 906–913; № 39 С. 930–931; № 40. С. 954–955.
- Браунер А.А. 1922. Животноводство. Одесса: Госиздат Украины. 343 с.
- Браунер А.А. 1923. Сельскохозяйственная зоология. Одесса: Гос. изд-во Украины. 436 с.
- Гептнер В.Г. 1955. Заметки о тарпанах // Зоол. журн. Т. 34. Вып. 6. С. 1404–1423.

- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г. 1961. Млекопитающие Советского Союза. М.: Наука. Т.1. 758 с.
- Гептнер В.Г. 1972. По поводу статьи С.К. Рудика «О влиянии активности дыхания на величину входа в носовую полость у жвачных парнокопытных — Ruminantia (Mammalia, Artiodactula)» // Вест. зоол. № 6. С. 92.
- Гмелин С.Г. 1771. Путешествие по России для исследования трех царств естества. Ч. 1. Путешествие из Санкт-Петербурга до Черкасса, главного города Донских казаков в 1768–1769 гг. СПб. при Императорской АН. 273 с.
- Громова В.И. 1949а. История лошадей (рода *Equus*) в Старом Свете. Часть 1. Обзор и описание форм // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 17. Вып. 1. 373 с.
- Громова В.И. 1949б. История лошадей (рода *Equus*) в Старом Свете. Часть 2. Эволюция и классификация рода // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 17. Вып. 2. 162 с.
- Громова В.И. 1959. О скелете тарпана и других современных диких лошадей (ч. 1) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 64. С. 99–124.
- Громова В.И. 1963. О скелете тарпана и других современных диких лошадей (ч. 2) // Тр. МОИП. Сер. биол. Т. X. С. 10–61.
- Заленский В.В. 1902. Научные результаты путешествия Н.М. Пржевальского по Центральной Азии. Отд. зоологический. Ч. 2. Копытные. Вып. 1. *Equus Przewalskii* Pol. СПб. 76 с.
- Каталог млекопитающих СССР. Плиоцен—современность. 1981. Под ред. И.М. Громова, Г.И. Барановой. Л.: Наука. 456 с.
- Кашенко Н.Ф. 1907. К вопросу об *Equus przewalskii* P. // Ежегодник Зоол. музея. № 12. СПб. Имп. АН. С. 177–194.
- Кеппен Ф.П. 1895. К истории тарпана в России. СПб.: Тип. В.С. Балашева и К<sup>о</sup>. 78 с.
- Климов В.В., Орлов В.Н. 1982. Современное состояние и проблемы сохранения лошади Пржевальского // Зоол. журн. Т. 61. Вып. 12. С. 1862–1869.
- Кузьмина И.Е. 1997. Лошади Северной Евразии от плиоцена до современности // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 273. 223 с.
- Кулагин Н.М. 1904. Лошадь Пржевальского (*Equus przewalskii* Pol.) по последним исследованиям // Изв. Моск. с/х ин-та. № 1. 31 с.
- Павлинов И.Я. 2006. Систематика современных млекопитающих (2-е изд.) // Сб труд. Зоол. муз. МГУ. Т. 47. 297 с.
- Поляков И.С. 1881. Лошадь Пржевальского (*Equus Przewalskii* n. sp.) // Изв. Имп. русск. геогр. общ. СПб. Т. 17. Вып. 4. 19 с.

- Рудик С.К. 1972. О влиянии активности дыхания на величину входа в носовую полость у жвачных парнокопытных — Ruminantia (Mammalia, Artiodactyla) // Вест. зоол. № 4. С. 82–83.
- Рычков П.И. 1949. Топография Оренбургской губернии // Оренбургские степи в трудах П.И. Рычкова, Э.А. Эверсманна, С.С. Неуструева. М.: Гос. изд-во Географ. лит. 415 с.
- Соколов И.И. 1959. Копытные звери (отр. Perissodactyla и Artiodactyla) // Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 1. Вып. 3. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 640 с.
- Соколов В.Е. 1979. Систематика млекопитающих. М.: Высшая школа. 528 с.
- Спасская Н.Н. 2001. Внутривидовая морфологическая изменчивость лошади Пржевальского (*Equus przewalskii* Poljakov, 1881). Дисс. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. 323 с.
- Спасская Н.Н. 2005. Особенности микроэволюционных процессов у крупных млекопитающих на примере *Equus przewalskii* Poljakov, 1881 // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 257–263.
- Тихомиров А.А. 1898. Дикая лошадь Монголии (*Equus przewalskii*) // Естествознание и география. № 4. 21 с.
- Черский И.Д. 1891. Описание коллекции послетретичных млекопитающих животных, собранных Ново-Сибирской экспедицией 1885–1886 г. СПб.: Изд-во АН. 706 с.
- Шатилов И.Н. 1884. Сообщение о тарпанах // Изв. Моск. Имп. Об-ва акклиматизации. 8 с.
- Antonius O. 1912. Was ist der "Tarpan"? // Naturwis. Wochenschr. Bd XI. № 33. P. 513–517.
- Bennett D., Hoffmann R.S. 1999. *Equus caballus* // Mammalian Species. № 628. P. 1–14.
- Bouman J. 1982. The history of breeding the Przewalski horse in captivity // Breeding the Przewalski horse in captivity for release into the wild. Rotterdam: Found. Preserv. Protect. Przewalski Horses. P. 17–64.
- Grubb P. 2005. Order Perissodactyla // Eds D.E. Wilson, D.M. Reeder / Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference, 3d ed. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. P. 629–636.
- Davis S.J.M. 1987. The archaeology of animals. L: Batsford Ltd. 224 p.
- Eisenmann V. 1980. Les chevaux (*Equus sensu lato*) fossiles et actuels: cranes et dents jugales superieures // Cahiers de paleontologie. Paris: Editions du centre national de la recherche scientifique. 186 p.
- Eisenmann V., Alberdi M.T., De Giuli C., Staesche U. 1988. Stadying

- fossil horses. VI: Metodology. Leiden, N.Y., Kobenhavn, Köln: E.J. Brill. 71 p.
- Groves C.P. 1986. The taxonomy, distribution and adaptations of recent equids // *Equids in the ancient world*. L., Wiesbaden: Reichert Verlag. P. 11–51.
- Kruger K., Gaillard C., Stranzinger G., Rieder S. 2005. Phylogenetic analysis and special allocation of individual equids using microsatellite data // *J. Anim. Breed. Genet.* № 122. P. 78–86.
- Levine M. 1999. The origine of horse husbandry on Eurasian Steppe // Eds M. Levine, Yu. Rassamakin, A. Kislenko, N. Tatarinseva / *Late prehistoric exploitation of the Eurasian steppe*. Cambridge: McDonald Insti. Archaeol. Res. P. 5–58.
- Lister A.M., Kadwell M., Kaagan L.M., Jordan W.C., Richards M.B., Stanley F. 1998. Ancient and modern DNA in study of horse domestication // *Ancient Biomolecules*. Vol. 2. P. 267–280.
- Spasskaja N.N. 2000. Revision of the osteological material of the Przewalski Horses (*Equus przewalskii* Poljakov, 1881) in museums in Czech Republic // *Gazella*. № 27. P. 71–95.
- Vila C., Leonard J.A., Gotherstrom A., Marklund S., Sandberg K., Liden K., Wayne R.K., Ellegren H. 2001. Widespread origins of domestic horse lineages // *Science*. Vol. 291. P. 474–477.
- Weinstock J., Willerslev E., Sher A. [et al.] 2005. Evolution, systematics, and phylogeography of pleistocene horses in the New World: a molecular perspective // *PloS Biology*. Vol. 3. № 8. P 1373–1379.