

Raptor Research

ИЗУЧЕНИЕ ПЕРНАТЫХ ХИЩНИКОВ

About Geographic Variations of the Saker Falcon

К ВОПРОСУ О ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ БАЛОБАНОВ

Pfeffer R. (Greifvogelzoo "Bayerischer Jagdfalkenhof", Schillingsfürst, Germany)

Пфеффер Р. (Зоопарк хищных птиц «Баварский соколиный двор», Шиллингсфюрст, Германия)

Contact:

Ralf Pfeffer
Otto-Stumpf-Weg 14,
69181 Leimen
Germany
tel.: +4 962 24 926 630
ralf.pfeffer@gmx.net

Абстракт

В статье обсуждаются вопросы географической изменчивости балобана (*Falco cherrug*) и его подвидовой систематики. На основании литературных данных и полевых наблюдений автора обсуждается выделение восьми подвидов в ареале балобана: обыкновенный балобан (*F. ch. cherrug*), анатолийский балобан (*F. ch. anatolicus* ssp. nov.), чинковский или аралокаспийский балобан (*F. ch. aralocaspius*), туркестанский балобан (*F. ch. coatsi*), центральноазиатский балобан (*F. ch. milvipes*), монгольский балобан (*F. ch. progressus*), алтайский балобан (*F. ch. altaicus*) и тибетский балобан (*F. ch. hendersoni*). Анатолийский балобан ранее не был описан. Сибирских балобанов (*F. ch. saceroides*), ранее описанных как самостоятельный подвид, предлагается рассматривать как гибридную популяцию *F. ch. cherrug* x *F. ch. milvipes*.

Ключевые слова: хищные птицы, соколы, балобан, *Falco cherrug*, подвиды, география, систематика.

Abstract

Questions of geographical variation of the Saker Falcon (*Falco cherrug*) and its systematics of subspecies are discussed. According with published data and author's surveys 8 subspecies of the Saker Falcon have been distinguished: Common Saker (*F. ch. cherrug*), Anatolian Saker (*F. ch. anatolicus* ssp. nov.), Chink or Aralocaspiian Saker (*F. ch. aralocaspius*), Turkestanian Saker (*F. ch. coatsi*), Centralasian Saker (*F. ch. milvipes*), Mongolian Saker (*F. ch. progressus*), Altai Saker (*F. ch. altaicus*) and Tibetan Saker (*F. ch. hendersoni*). The Anatolian Saker was not described earlier. Siberian Sakers (*F. ch. saceroides*) earlier recognized as a subspecies have been offered to declare as a hybrid population of *F. ch. cherrug* x *F. ch. milvipes*.

Keywords: birds of prey, falcons, Saker Falcon, *Falco cherrug*, subspecies, geography, systematics.

Введение

В последние годы, в связи с широким внедрением методов анализа ДНК для прояснения некоторых вопросов систематики, вновь оживилась дискуссия о видовой самостоятельности и географической изменчивости балобанов (*Falco cherrug*). Полученные этими методами данные как будто свидетельствуют о том, что различия между кречетами (*F. rusticolus*), балобанами, ланнерами (*F. biarmicus*) и лаггарами (*F. jagger*) не больше, чем между различными подвидами сапсанов (*F. peregrinus*), позволяют предположить рецентную



With the implementation of new methods in the field of DNA-analysis, the discussion on specific independence and geographic variability of Saker Falcons (*Falco cherrug*) became livelier again with regard to systematics. The data which have been won through these methods seem to show that Gyrfalcons (*F. rusticolus*), Saker Falcons, Lanner Falcons (*F. biarmicus*) and Laggar Falcons (*F. jagger*) do not differ more from each other than the different subspecies of Peregrine Falcons, and thus allow supposing recent hybridization between species of the *Hierofalco* complex. Furthermore, in the genetic structure of the Saker Falcon, 2–3 different groups can be distinguished, but not geographically located (Nittinger, 2004; Nittinger et al., 2007; Wink et al., 2007).

In the present study, the attempt is made to compare the cited theories with data which I have gained through many years of observation of Saker Falcons with traditional methods – in nature and in captivity.

Балобан (*Falco cherrug*). Фото И. Карякина.

Saker Falcon (*Falco cherrug*). Photo by I. Karyakin.

гибридизацию между видами комплекса *Hierofalco*, а в генетической структуре балобанов выделяют 2–3 линии, которые, однако, географически не локализованы (Nittinger 2004; Nittinger et al., 2007; Wink et al., 2007). В настоящей статье предпринята попытка сопоставления перечисленных воззрений с данными, полученными автором в ходе многолетних наблюдений за балобанами традиционными методами, как в полевых условиях, так и в неволе.

Обсуждение

Широко распространённое представление большинства специалистов о том, что группа видов *Hierofalco* образует монолитный комплекс, на мой взгляд, совершенно обоснованно. И всё-таки, несмотря на то, что все эти виды в условиях неволи гибридизируются между собой и дают плодовитое потомство, каждый из них имеет совершенно специфические морфологические особенности, позволяющие их однозначно определять, в природе они занимают свою особенную экологическую нишу и нигде, даже в местах соприкосновения или частичного наложения ареалов, не образуют переходных форм. Можно просто поражаться, насколько надёжно функционирует между ними репродуктивная изоляция! Насколько мне известно, достоверных фактов гибридизации этих соколов в природных условиях в местах контакта их естественных ареалов не установлено. Не сомневаюсь, что, даже если такие факты появятся, например – образование смешанных пар балобанов с кречетами в болотистых равнинах Западной Сибири в долине р. Иртыш, где оба вида поселяются в идентичных биотопах и по свежим данным известные гнёзда обоих видов разделяют не более 300 км (Сорокин, 2009, Мошкин, 2009), – они останутся единичными эпизодами и не приведут к размыванию границ между видами. Также, как это не имеет последствий, например, у водоплавающих птиц, случаи гибридизации у которых в природе широко известны и, по меньшей мере, некоторые из этих гибридов вполне плодовиты.

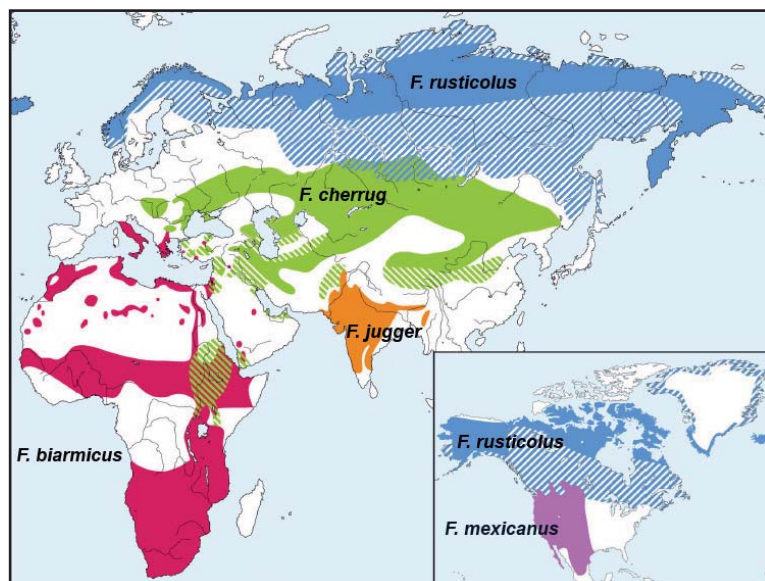
Появившиеся в последние годы в работах, основанных на молекулярных методах исследований, утверждения о генетической близости сапсанов к соколам группы *Hierofalco*, подчеркивающиеся даже специальным термином «сестринская группа», как мне кажется, не подтверждаются ни морфологическими, ни биологическими или этологическими признаками. Более

Most researchers agree on the view that the species within the *Hierofalco* complex are closely related to each other. All of these species give fertile offspring when hybridizing with each other in captivity. However, each of them has its specific morphological features, occupies a certain ecological niche in nature and does not hybridize anywhere, not even in contact zones or in places with partially overlapping distribution. There are no reliable facts on hybridization between these falcons in natural conditions in contact zones of their natural distributions.

Interpreting the geographical variation of Saker Falcons, different specialists distinguished two to six subspecies. Most convincing seems to be the division of the Saker Falcons into two subspecies (Vaurie, 1965), although it obviously does not reflect the whole variety of their geographical forms. In fact, if a subspecies is regarded as a step in evolution towards the formation of a new species, one may hardly find a better example than the Western and the Eastern Saker Falcons.

The plumage of young Western Saker Falcons hardly differs from those of the adults, they are migrating birds, build their nests mainly on trees, and their preferred prey are different species of sousliks (*Spermophilus* sp.). In the plumage of adult Eastern Saker Falcons are horizontal markings which distinguish them strongly from the young, they mainly lead a sedentary way of life (only the young birds migrate to the wintering areas in their first year; this is the case for the majority of the populations), nest on rocks, in slopes, occasionally on the ground. Their food consists of small and medium-sized mammals which are available virtually all year (different species of gerbils *Meriones* & *Rhombomys* sp., pikas *Ochotona* sp. and voles *Microtus* & *Lasiopodomys* sp.).

The division of the Saker Falcons into two groups is seemingly confirmed by the analyses of their DNA (Nittinger, 2004). However, I have difficulties in agreeing with the author on the conclusion that they are located geographically. She wrongly assumes that the distribution ranges of the Western and the Eastern Saker Falcons border on each other along a line from North to South in the region of Altai. Actually, the Western Saker Falcons inhabit a strip of land which mainly consists of forest steppe and steppe, and stretches out from Austria in the West to Eastern Mongolia in the East. In contrast, the Eastern Saker Falcons inhabit mainly mountainous and semi-desert areas from



Распространение соколов группы видов Hierofalco.

Distribution of the Hierofalco species.

того, многие элементы токового поведения сапсанов (позы, акустические сигналы) имеют несомненное сходство с поведением мелких соколов (пустельг *F. tinnunculus*, *F. naumanni*, кобчиков *F. vespertinus*, *F. amurensis*, дербников *F. columbarius* и чеглоков *F. subbuteo*) и, напротив, заметно отличаются от существенно упрощённого брачного ритуала кречетов, балобанов, ланнеров и лаггаров. Жёлтая окраска лап и восковицы молодых сапсанов такая же, как у всех перечисленных групп мелких соколов и отличается от серовато-синей у птиц группы *Hierofalco*. Силуэт и движения летящих сапсанов, также как особенности их охотничьего поведения, скорее позволяют узнать в них переростков-чеглоков, чем якобы близких родственников балобанов, с которыми их сближают разве что размеры. Любопытно, что в более ранних публикациях реконструкции филогении соколов на основе данных о рядах митохондриальных цитохром-В генов (Seibold et al., 1993; Wink, 1994) гораздо больше соответствовали моим представлениям, полученным в результате полевых наблюдений.

При всём разнообразии расцветки и рисунка оперения балобанов, некоторые варианты которых имеют больше сходства с оперением кречетов, сапсанов, ланнеров, лаггаров и даже шахинов (*F. pelegrinoides*), чем между собой, всех особей этого вида объединяет целый ряд морфологических признаков (размеры, силуэт, детали пропорций конечностей), не говоря о характере полёта, особенностях охотничьего поведения, их географической и биотопической локализации.

Оценивая географическую изменчивость балобанов, разные специалисты вы-

Anatolia in the West to the mountains of the Great Chingan in Eastern China in the East. On the longitudinal axis, the distributions of these birds match in 80° or nearly 9000 km.

As F. Nittinger provides the areas where the samples were collected in the Appendix 9.2 of her study, I tried to compare them with the results of DNA analyses of these birds that are shown in Appendix 9.12, on the basis of the real distribution of Western and Eastern Saker Falcons. In about 85% of the cases the results met the expectations. Thus, the method of DNA analysis as a promising instrument in the research of subspecies structure was rehabilitated for me, whereas the results of F. Nittinger's research have given me new ideas.

The fact that Saker Falcons are divided into two groups whose central haplotypes are separated by six mutational steps shows that the process of differentiation has gone very far already. Interestingly, the central haplotype of the Eastern Saker Falcons, which the Western Saker Falcons do not have, is shared by the Barbary Falcon. It is impossible to explain this phenomenon by recent hybridization between Barbary Falcons and Eastern Saker Falcons. Somewhat more probable seems to me the formation of mixed pairs during the postglacial shift in the distribution borders of these species. However, more plausible seems the idea that the haplotype shared by Eastern Saker Falcons and Barbary Falcons was obtained much earlier from a mutual ancestor. It was "lost" by a group of Saker Falcons which later became those birds that nowadays constitute the Western subspecies.

I suppose that the key moment which initiated the separation of the Saker Falcons into Western and Eastern subspecies was the shift made by a part of them to nesting on trees. This shift allowed the future Western Saker Falcons to advance to plains, steppes and forest steppes which formerly were not accessible because of the lack of rocks necessary for breeding. Being very attractive in spring and summer due to a large quantity of prey, these habitats prove to be not very suitable for Saker Falcons during the rest of the year (sousliks hibernate, most bird species migrate to the South, the thick snow-covering makes various species of mouse-like rodents inaccessible).

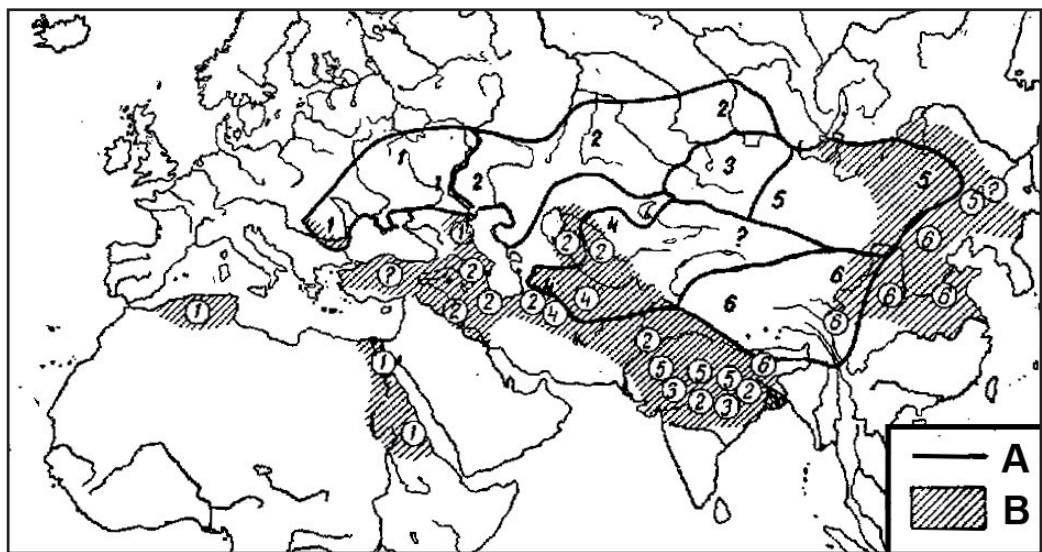
The appropriation of new territories is only possible by giving up the sedentary way of life. The necessity of regular migrations during which the birds had to cross

деляли от двух до шести подвигов (Vaurie, 1965, Козлова, 1975; Дементьев, 1951; Степанян, 1975 и др.). При этом зачастую одними и теми же наименованиями наделяли совершенно разных птиц, места обитаний которых иногда разделяют тысячи километров. И даже если под определёнными названиями подвидов подразумевались птицы, обладающие сходными внешними признаками, границы их ареалов проводились в совершенно разных местах. В целом все эти различия объясняются тремя причинами – разницей в толковании самого понятия подвид, степенью изученности балобанов на момент попытки их систематизации тем или иным автором, либо, наконец, ошибочностью интерпретации имеющегося материала.

Наименьшие возражения вызывает деление балобанов на два подвида (Vaurie, 1965), хотя и очевидно, что оно не отражает всего разнообразия географически локализованных форм. Действительно, если рассматривать подвид как шаг в эволюции к образованию новых видов, трудно найти лучший пример, чем западные и восточные балобаны. Как будет показано ниже, названия «западный» и «восточный» крайне неудачны и не только не отражают реальности, но и могут приводить к ошибочным выводам. Тем не менее, я, следуя традиции, буду пользоваться ими в дальнейшем. Кратко характеризуя основные внешние и биологические черты этих двух подвидов, можно отметить, что у западных

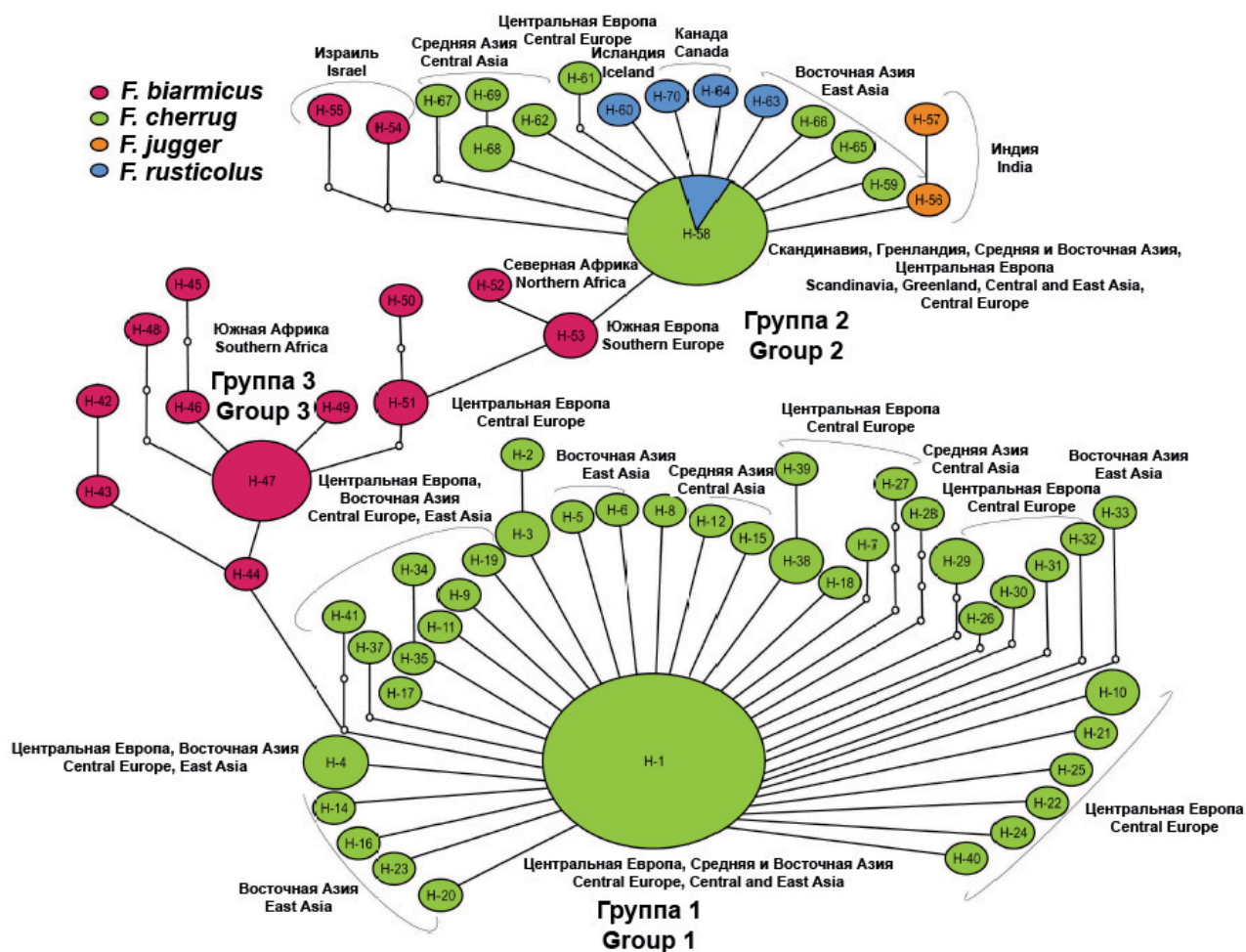
individual territories of sedentary Saker Falcons or even stay there for longer periods, led, in my opinion, to the changes in the plumage marks – it obtained the features of a young bird's plumage. The advantages of such mimicry are obvious. Saker Falcons uncompromisingly defend their territories from the intrusion of their adult fellows, but, on the other hand, they show an astonishing tolerance towards young falcons. Possible evidence for the loss of horizontal marks by the adult Western Saker Falcons could be provided by the regular appearance of individuals in different parts of the distribution of the subspecies which carry the typical marks of the Eastern subspecies (Glutz *et al.*, 1971), and which seem to be of an atavistic nature.

Interestingly, in contact zones of Eastern and Western Saker Falcons in the Betpakdala region where the distance between neighbouring nests occupied by different subspecies is sometimes not larger than a few kilometres, they do virtually not mix. Eastern Saker Falcons usually form pairs in autumn, stay together during the whole winter in the breeding territory and start laying eggs in March. The Western Saker Falcons return from their wintering areas when the Eastern are already sitting on their eggs. In a short time span they occupy the territory, perform their courtship and start laying eggs approximately a month later than the Eastern Saker Falcons. In other words, the falcons of these subspecies behave like two



Распространение разных подвидов балобана по Г.П. Дементьеву (1951): А – гнездовой ареал, В – область зимовок, 1 – *Falco cherrug danubialis*, 2 – *F. ch. cherrug*, 3 – *F. ch. saceroides*, 4 – *F. ch. coatsi*, 5 – *F. ch. milvipes*, 6 – *F. ch. hendersoni*.

Distribution different subspecies of the Saker Falcon (Dementiev, 1951): A – breeding range, B – wintering range, 1 – *Falco cherrug danubialis*, 2 – *F. ch. cherrug*, 3 – *F. ch. saceroides*, 4 – *F. ch. coatsi*, 5 – *F. ch. milvipes*, 6 – *F. ch. hendersoni*.



Нейронная сеть гаплотипов митохондриальной ДНК по результатам исследований Ф. Ниттингер (2004). Величина узла пропорциональна количеству образцов.

Neural network of mitochondrial haplotypes (Nittinger, 2004). The size of unit is proportional to the number of samples.

балобанов юношеский и окончательный, взрослый наряд, одеваемый после первой линьки, едва отличаются, они являются перелётными птицами, гнёзда устраивают преимущественно на деревьях, основной добычей им служат разные виды сусликов (*Spermophilus* sp.), впадающих в зимнюю спячку. В наряде взрослых восточных балобанов появляется резко отличающий их от молодых поперечный рисунок, они ведут преимущественно осёдлый образ жизни (лишь молодые птицы в первый год жизни в большинстве популяций улетают на зимовку), гнездятся на скалах и обрывах, изредка на земле, основу их питания составляют мелкие и средних размеров млекопитающие, не впадающие в зимнюю спячку и доступные практически круглый год (разные виды песчанок *Meriones* и *Rhombomys* sp., пищух *Ochotona* sp. и полёвок *Microtus* и *Lasiopodomys* sp.).

Деление балобанов на две группы как будто подтверждается и исследованиями их ДНК (Nittinger, 2004). Правда, трудно согласиться с автором в том, что эти две линии не имеют географической привязки. Анализируя зависимость результатов анализа ДНК от географической локали-

different species within this contact zone.

However, some facts provide evidence that farther to the North, possibly already in the Tarbagatay region, as well as in the Altai region, Southern Siberia and Northern Mongolia, where the climatic conditions narrow the breeding periods of Eastern and Western subspecies, formation of mixed pairs takes place. The offspring of such mixed pairs have transitional features with great variation. The transitional character of features shows not only in terms of outward appearance, but also in the way these animals lead their lives.

It was precisely this type of birds – I would call them “Siberian Saker Falcons” (as an independent subspecies such falcons were described as *F. ch. saceroides* Bianchi, 1907) – which prevailed among the falcons that came to the wintering areas in Southern and Eastern Kazakhstan. They strikingly differed from the regional, sedentary Eastern Saker Falcons through the lack of bluish shades in the colouring of their plumage and less distinctive horizontal markings (fig. 1). Siberian Saker Falcons often hunted pigeons and doves in residential estates. Out of nearly 50 birds whose hunting behaviour I

зации мест взятия проб, она исходит из представления о том, что ареалы западных и восточных балобанов граничат между собой вдоль линии, протянувшейся с севера на юг где-то в районе Алтая. На самом деле западные балобаны обитают полосой, охватывающей преимущественно лесостепные и степные районы от Австрии на западе до Восточной Монголии на востоке, а восточные балобаны – преимущественно горные и полупустынные районы от Анатолии на западе до Большого Хингана в Восточном Китае – на востоке. Иными словами, перекрытие ареалов этих птиц в долготном направлении составляет около 80° или почти 9000 километров. Поскольку в работе Ф. Ниттингер (2004) в приложении 9.2 указаны с большей или меньшей точностью места взятия проб, многие из которых мне известны, я попробовал сопоставить их с результатами исследования ДНК этих птиц, изложенных в приложении 9.12, исходя из реального расселения западных и восточных балобанов. Примерно в 85% случаев эти результаты совпали с ожидаемыми. Не сомневаюсь, что доля совпадений была бы намного выше, если бы места взятия проб были бы указаны точнее и приближалась бы к 100%, если бы было известно, имела ли птица (в случае, если проба была взята у птенцов, то их родители) поперечный рисунок или нет. Таким образом, метод анализа ДНК, как многообещающий инструмент исследования подвидовой структуры, был для меня реабилитирован, а результаты исследований Ф. Ниттингер натолкнули на новые идеи.

Выявление в результате анализа митохондриальной ДНК того факта, что балобаны делятся на две большие группы, центральные гаплотипы которых разделяет шесть мутационных шагов, показывает, что процесс дифференциации зашёл уже очень далеко. Любопытно, что центральный гаплотип восточных балобанов, отсутствующий у западных, имеют и кречеты. Объяснить этот феномен рецентной гибридизацией кречетов с восточными балобанами невозможно. Не говоря о том, что такие факты неизвестны, а в силу ряда биологических особенностей этих двух видов даже в местах периодических контактов в зимнее время (Алтай, Саяны) крайне маловероятны. И в остальных районах обитания восточных балобанов (Тибет, Средняя Азия, Иран и т.д.) рецентная гибридизация даже теоретически невозможна. Гораздо более вероятно

observed, only six lived together as pairs. I see the transitional character in the biology of Siberian Saker Falcons in the fact that during their migration they cover much smaller distances than the Western Saker Falcons. Further, some of them, similar to Eastern Saker Falcons, managed to form pairs in autumn before they migrate to their wintering areas. And finally, some individuals are able to build their nests on trees (I. Karyakin, pers. com.).

Some authors divide the Saker Falcons into three subspecies. For instance, E. Kozlova (1975) assumes that birds with a more “primitive” marking, when the plumage of the adult individuals hardly differs from those of the young, predominantly inhabit the Western parts of the distribution of the species. The author concludes that it is precisely in this area, somewhere in the mountains of Eastern Europe, where the roots of the Saker Falcons are to be found. Further east, the markings of the Sakers’ plumage become more complex. At the same time, the age-induced dimorphism increases. According to E. Kozlova, the most “advanced” Saker Falcons inhabit Mongolia, Nanshan, Eastern Tibet and Western China, and constitute the second subspecies. All of the other Saker Falcons that show transitional features between these two subspecies and inhabit Central Siberia, Altai, Eastern Kazakhstan and Central Asia, constitute the third subspecies.

If assuming a division into three subspecies, it would seem more logical to classify only the birds from Tibet as the second subspecies. Their plumage shows a fundamental difference from all of the other Eastern Saker Falcons in several features. Consequently, except for the populations listed above, the populations from Mongolia and Western China should also be counted as belonging to the third subspecies.

On the basis of DNA analysis, M. Wink (2007) also differentiates between at least three genetic lines of evolution. P. Pfander (2007) proposes to divide the Saker Falcons into three subspecies: the Common (Western), the Tibetan and the Turkestanian. The rest of the magnificent territory from Eastern China to Asia Minor is, in his opinion, inhabited by birds that cannot be related to any subspecies and which are a product of hybridization between the three forms identified by him. With this, he completely ignores the fact that in this particular territory several geographically located forms may be found which have specific features that



Слёток балобана.
Фото И. Карякина.

Juvenile of the Saker
Falcon.
Photo by I. Karyakin.

контакты, а с ними и возможность образования смешанных пар, возникшая в ходе постгляциальных смещений границ ареалов этих видов примерно 10 тыс. лет тому назад, как это предполагает П. Пфандер (1994), объясняя происхождение алтайских соколов. Однако возникает ряд вопросов: (1) почему, в свою очередь, у кречетов в результате гибридизации не сохранились видоспецифические гаплотипы балобанов и (2) как ухитрились избежать гибридизации с кречетами западные балобаны, популяции которых в целом расположены севернее, чем

популяции восточных, и можно было бы предположить, что они первыми в своём продвижении на север, вслед за отступающим ледовым панцирем, имели шанс встретиться с кречетами?

Более вероятным кажется, что гаплотип, имеющийся как у восточных балобанов, так и у кречетов, достался им гораздо раньше от общего предка. И был «потерян», по видимому, изначально небольшой группой балобанов, давших впоследствии птиц, относимых сегодня к западному подвиду. Я предполагаю, что ключевым событием, повлекшим расщепление балобанов на западных и восточных, послужил переход части из них на гнездование на деревьях. Это, в свою очередь, позволило будущим западным балобанам проникнуть в равнинные степные и лесостепные районы, ранее недоступные из-за отсутствия скал, необходимых для устройства гнёзд. Очень привлекательные весной и летом из-за обилия добычи, в основном разных видов сусликов, степные и лесостепные районы в остальное время года малопригодны для обитания балобанов (суслики в спячке, большинство видов птиц улетели на юг, высокий снежный покров делает недоступными разные виды мышевидных грызунов, остающихся активными и зимой).

Таким образом, освоение столь благоприятных в период размножения новых районов оказалось возможным лишь с отказом от осёдлости. Необходимость совершения регулярных перелётов, когда птицам в их движении к местам зимовок приходилось пересекать индивидуальные территории обитающих южнее осёдлых балобанов или даже оставаться в их преде-

are as distinctive as those of the Turkestanian Saker Falcons, for example.

The division of one or another species into subspecies is inevitably subjective. Possibly, those researchers are right who differentiate the Western Saker Falcons in Danube and Volga subspecies (Dementiev, 1951, recognized two subspecies of Western Sakers – *F. ch. danubialis* Kleinschmidt, 1939, and *F. ch. cherrug* Gray, 1833–34, that were joined by Stepanyan, 1975, in one subspecies *F. ch. cherrug*). In the large distribution range of the Western Saker Falcons, one could probably even find another one or two geographically located and easily identifiable forms.

Due to poor knowledge of the discussed form, the Common Saker Falcon is the only subspecies for me, which does not obtain horizontal markings on the plumage as an adult, predominantly inhabits steppes and forest steppes in Eurasia, specializes on feeding itself with different species of sou-sliks, prefers nesting on trees to nesting on rocks, and regularly undertakes seasonal migrations. Figure 2 shows such a falcon from Naurzum.

It was established long since that for the Eastern Saker Falcons on the whole the age-induced dimorphism in colouring and marking increases in West-East direction. It expresses itself in the increasing degree of development of the horizontal marking and the bluish shade of the plumage of adult birds.

Along with the idea that in the original birth place of a species the birds have the most primitive, ancient type of plumage which in the course of migration obtains more progressive features (Stegman even called the Mongolian subspecies of Saker Falcons “progressus”), there is also a theory that the horizontal marking functions as an indicator. The degree of its development depends on how sedentarily the falcons live (Baumgart, 1980).

Concerning the first point of view I have difficulties in imagining a species which originates in regions that are least suitable for living. To the contrary, I suppose that the origin of the Saker Falcons lies in the not very high, semi-desert-like mountains of Central and East Asia. There, they have numerous prey animals that are available throughout the year, as well as ideal conditions for hunting and breeding.

The conclusions of W. Baumgart do not convince me either. Following his logics, one would not look for Saker Falcons with

лах на длительный срок, повлекла, на мой взгляд, изменение в рисунке их оперения – оно приобрело черты юношеского наряда. Преимущества подобной мимикрии очевидны. Будучи исключительно территориальными птицами, балобаны бескомпромиссно защищают свои участки от вторжений своих взрослых соплеменников, но проявляют при этом удивительную терпимость в отношении молодых соколов в первом годовом наряде. Яркий пример такой терпимости мне пришлось наблюдать в 2006 г. во время интродукции молодых балобанов в природу в рамках проекта по восстановлению этого вида в Казахстане. Для выпуска было подобрано ушелье, находящееся в пределах участка, контролируемого старым самцом, который много лет не мог найти партнёршу. Сделано это было в надежде, что ему «приглянется» одна из молодых самок, что, кстати, в итоге и произошло. Так вот, хотя внезапное появление и длительное пребывание более 30 молодых соколов в пределах охраняемой территории оказалось для старого самца источником постоянного стресса, он не предпринял ни одной серьезной попытки к их изгнанию.

Любопытно, что для молодых балобанов юношеский наряд важен для обеспечения пищей не только тем, что им позволяет охотиться на чужих занятых территориях, но он и способствует успешному клептопаразитизму. Некоторые молодые балобаны на зимовке неотступно следуют за какой-нибудь взрослой птицей и регулярно отнимают у неё добычу, не встречая особого сопротивления. По моим наблюдениям (85 случаев клептопаразитизма), молодые соколы предпринимают попытки завладеть чужой добычей почти в 8 раз чаще, чем взрослые птицы.

Можно предположить, что заметно менее выраженный, чем у самцов, поперечный рисунок в наряде самок восточных балобанов, то есть, его большая «инфантильность», также призван ослабить агрессивность самцов в период образования пар (у осёдлых восточных балобанов самцы являются постоянными держателями гнездовых участков, большинство же самок менее территориальны и только на период размножения привязываются к одной из территорий, контролируемых партнёром). Все эти примеры свидетельствуют о преимуществах, которые в период миграций даёт юношеский или похожий на него наряд балобанов. А одним из возможных свидетельств того, что утрата поперечно-

a strongly developed horizontal marking in Tibet or in Mongolia, but in the South of Central Asia where both adult and young birds are sedentary. I do not doubt that specialities in colouring and marking of Saker Falcons have adaptive character. They are possibly connected with the characteristics of the environment. For instance, it is not mere coincidence that Turkestanian Saker Falcons, Lanner Falcons and Barbary Falcons inhabiting virtually equal habitats and leading similar ways of life show a striking and definitely convergent similarity of appearance.

The adult Turkestanian Saker Falcon (*F. ch. coatsi* Dementiev, 1945) differs from other subspecies in its bright colouring (fig. 3): the crown is brightly rust-coloured, the upperparts which is covered with sufficiently pronounced although not very contrasting horizontal markings has a strong greyish-bluish shade, and the feathers of breast and belly show a perceptible cream-coloured shade.

The distribution range of Turkestanian Saker Falcons covers large sand deserts of Central Asia, running from the North-East to the South-West along the ridge of the Karatau, the foothills of the Western Tien-Shan, the Pamiro-Alay, Kopetdag, Balchan and in part to the West of the Elbrus. Their nests are located in niches of high rocks. In South Uzbekistan, they lay their eggs as early as the beginning of February (Mitropolskiy et al., 1987). The adults, and in the Southern part of the territory also the young birds, are sedentary. It has been observed that the portion of birds in the diet is higher than with other subspecies of Saker Falcons (Dementiev, 1951).



Самка балобана. Фото И. Карякина.

Female of the Saker Falcon. Photo by I. Karyakin.

го рисунка взрослыми западными балобанами действительно могла иметь место, можно считать регулярное появление в самых разных частях ареала этого подвида особей с типичным рисунком восточного подвида (Glutz et al, 1971), носящее, по видимому, атактистический характер.

Мне посчастливилось собрать сведения по некоторым чертам биологии западных и восточных балобанов в местах соприкосновения их ареалов на юго-востоке пустыни Бетпакдала, где оба подвида гнездятся на скалах. Самым неожиданным результатом было установление факта, что даже в местах контакта, где расстояние между соседними гнёздами, занятыми парами разных подвигов, иногда не превышало нескольких километров, они практически не смешивались. Сопоставление некоторых черт гнездовой биологии, как мне кажется, позволяет объяснить этот феномен. Восточные балобаны образуют пары, как правило, осенью, во время осеннего тока, всю зиму остаются вместе на гнездовом участке и к откладке яиц приступают ранней весной, в начале марта, а иногда уже и в феврале. Западные балобаны возвращаются с зимовок, когда восточные уже сидят на кладках, затем в кратчайшие сроки занимают территорию, токуют, образуют пары и приступают к откладке яиц примерно на месяц позже, чем восточные. Другими словами, соколы этих подвигов ведут себя в зоне контакта как два разных «хороших» вида. Конечно, можно представить себе ситуацию, когда в результате потери одного из партнёров у восточных балобанов на раннем этапе гнездового цикла его мог бы заменить сокол другого подвида. Однако, судя по тому, что в местах наблюдений мною не было обнаружено птиц, наряд которых имел бы однозначно переходный характер, происходит это редко. Вместе с тем, некоторые факты свидетельствуют о том, что дальше на севере, возможно уже в Тарбагатае, а также на Алтае, в Южной Сибири, по северу Монголии, где климатические условия сближают сроки размножения восточных и западных подвигов, образование смешанных пар в местах контакта имеет место. Не исключено, что подобное, хоть и реже, может происходить и в других местах, например, на западе Казахстана. Потомство таких смешанных пар имеет переходные признаки, варьирующие, очевидно в зависимости от преобладания доли крови восточных или западных балобанов, в очень широких

The falcons inhabiting the Ustyurt Plateau and Mangyshlak are usually regarded as related to the same subspecies. However, the colouring of these small-sized falcons strongly differs from the colouring of Turkestanian Saker Falcons: the crown is dirty-white, the moustache is hardly perceptible, the upperparts have the colour of light clay and the horizontal markings are weakly developed (only on tertails, rump, uppertail coverts and tail). One of the most striking characteristics of these Saker Falcons is their affection for high chalk and sand cliff-faces. Taking up the idea of the Russian painter V. Gorbatov, I named these birds "Chink Saker Falcons". Chink is the regional name for cliff-faces. Earlier the subspecies was described as Aralocaspiian Saker Falcon (*F. ch. aralocaspius* Kleinschmidt, 1939). A good image of what these Chink Saker Falcons look like, as well as the chinks where they usually nest, can be seen on the picture by V. Gorbatov (fig. 4).

Within the borders of the distribution of the Chink Saker Falcons, which is restricted by the coast of the Caspian Sea in the West and covers the desert plains of the Turgay Plateau approximately to the region of the Sarysu river in the East, as well as the Western regions of the sand deserts Kyzylkum and Karakum, the falcons always tend to build their nests in niches of cliff-faces. Only in rare cases do they settle on rocks of small desert mountains, in past years also on the electric poles (Karyakin et al., 2005). Adult Chink Saker Falcons are sedentary; their breeding period starts early, and in their diet different species of gerbils are prevalent.

In Western direction, the Eastern Saker Falcons from Asia Minor migrate farther than the other Saker Falcons. I have seen three birds in breeding stations that once had been taken out of nests in the region of the city Konya, and also, in the collection of Moscow University, a sample of an adult bird acquired near Erzerum.

With their large size and also the peculiarities of colouring and marking (fig. 5), the Anatolian Saker Falcons (*F. ch. anatolicus*) (as I decided to call them) showed most similarities to some birds from Central Asia which live nearly 4000 km farther East. In contrast, the closest neighbours – the Turkestanian, Chink and Common Saker Falcons – have little in common with the Anatolian Saker Falcon. Clearly, details of the distribution range, variation of colouring and biological characteristics have to become the subject of future research. However, from



Рис. 1. Сибирские балобаны (*Falco cherrug saceroides*) на зимовке в Алматы. Казахстан. Рисунок В. Горбатова.

Fig. 1. Siberian Saker Falcons (*Falco cherrug saceroides*) wintering in Almaty. Kazakhstan. Picture by V. Gorbatov.



Рис. 2. Обыкновенный балобан (*Falco cherrug cherrug*), атакующий стрепета (*Tetrax tetrax*) в Наурузумской ковыльной степи. Казахстан. Рисунок В. Горбатова.

Fig. 2. Common Saker Falcon (*Falco cherrug cherrug*) catching Little Bustard (*Tetrax tetrax*) at the Naurzum feathergrass steppe. Kazakhstan. Picture by V. Gorbatov.



Рис. 3. Туркестанский балобан (*Falco cherrug coatsi*). Кугитанг, Узбекистан. Рисунок В. Горбатова.

Fig. 3. Turkestanian Saker Falcon (*Falco cherrug coatsi*). Kugitanf Mountains. Uzbekistan. Picture by V. Gorbatov.



Рис. 4. Чинковый [аралокаспийский] балобан (*Falco cherrug aralocaspius*) над Тузбаиром. Плато Устурт, Казахстан. Рисунок В. Горбатова.
Fig. 4. Chink [Aralocaspian] Saker Falcon (*Falco cherrug aralocaspius*) on the Tuzbair soil. Usturt plateau, Kazakhstan. Picture by V. Gorbатов.



Рис. 5. Анатолийский балобан (*Falco cherrug anatolicus ssp. nov.*). Турция. Рисунок В. Горбатова.

Fig. 5. Anatolian Saker Falcon (*Falco cherrug anatolicus ssp. nov.*). Turkey. Picture by V. Gorbatov.



Рис. 6. Центральноазиатский балобан (*Falco cherrug milvipes*). Серектас, Казахстан. Рисунок В. Горбатова.

Fig. 6. Centralasian Saker Falcon (*Falco cherrug milvipes*). Serektas, Kazakhstan. Picture by V. Gorbatov.



Рис. 7. Монгольский балобан (*Falco cherrug progressus*). Хангай, Монголия. Рисунок В. Горбатова.

Fig. 7. Mongolian Saker Falcon (*Falco cherrug progressus*). Khangai Mountains, Mongolia. Picture by V. Gorbатов.



Рис. 8. Тибетский балобан (*Falco cherrug hendersoni*). Озеро Кукунор, Китай. Рисунок В. Горбатова.
Fig. 8. Tibetan Saker Falcon (*Falco cherrug hendersoni*). Kukur Lake, China. Picture by V. Gorbatov.



Рис. 9. Алтайские соколы (Falco cherrug altaicus). Рисунок В. Горбатова.

Fig. 9. Altai [Saker] Falcons (Falco cherrug altaicus). Picture by V. Gorbatov.



Чинковый [аралокаспийский] балобан (Falco cherrug aralocaspius). Плато Устюрт, Казахстан. 17.04.2004. Фото И. Карякина.
Chink [Aralocaspian] Saker Falcon (Falco cherrug aralocaspius). Usturt plateau, Kazakhstan. 17/04/2004. Photo by I. Karyakin.



Монгольский балобан (Falco cherrug progressus). Хентей, Монголия. 03.05.2002. Фото И. Карякина.
Mongolian Saker Falcon (Falco cherrug progressus). Khentey, Mongolia. 03/05/2002. Photo by I. Karyakin.



Тибетский балобан (Falco cherrug hendersoni). Тибет, Китай. Май 2004. Фото Е. Потапова.
Tibetan Saker Falcon (Falco cherrug hendersoni). Tibet, China. May 2004. Photo by E. Potapov.

пределах. Судя по всему, переходный характер признаков проявляется не только во внешности, но и в особенностях образа жизни. Именно такие птицы, я бы назвал их «сибирскими балобанами», преобладали среди соколов, прилетавших на зимовку на юг и восток Казахстана (как подвид подобные сокола были описаны в качестве *F. ch. saceroides* Bianchi, 1907). Они заметно отличались от местных осёдлых восточных балобанов отсутствием сизых тонов в окраске оперения и менее выраженным поперечным рисунком (на рис. 1 изображена реальная пара, зимовавшая несколько лет в Алматы). Первые из них появлялись уже в октябре, последние улетали в начале марта. В отличие от местных восточных балобанов, которые даже в самые суровые зимы практически не покидали своих гнездовых и охотничьих участков, сибирские часто концентрировались близ населённых пунктов, где охотились на домашних голубей (*Columba* sp.) и горлиц (*Streptopelia* sp.). Из примерно полусотни таких птиц, за охотничьим поведением которых я наблюдал на элеваторах и комбикормовых заводах, 6 были объединены в пары, остальные были одиночками. Любопытно, что у одной из этих пар, которая в неизменном составе появлялась на Алматинском элеваторе в течение, по меньшей мере, 4-х зим, не было и намёка на брачное поведение. И это несмотря на то, что когда они прилетали осенью, у местных птиц вовсю бушевали страсти осеннего тока, а весной они улетали, когда в гнёздах местных птиц уже появлялись первые яйца. Промежуточный характер в биологии сибирских балобанов я усматриваю в том, что они, хотя и совершают перелёты, но на гораздо меньшее расстояние, чем западные балобаны, в том, что некоторые из них, подобно восточным, успевали осенью, ещё до отлёта на зимовку, образовать пары и, наконец, в том, что некоторые из них способны гнездиться на деревьях (И. Карякин, личное сообщение). Таким образом, эти птицы единственные среди балобанов, имеющих во взрослом наряде поперечный рисунок, которые совершают регулярные перелёты (хоть и на сравнительно небольшое расстояние, но за пределы гнездового ареала) и иногда гнездятся на деревьях.

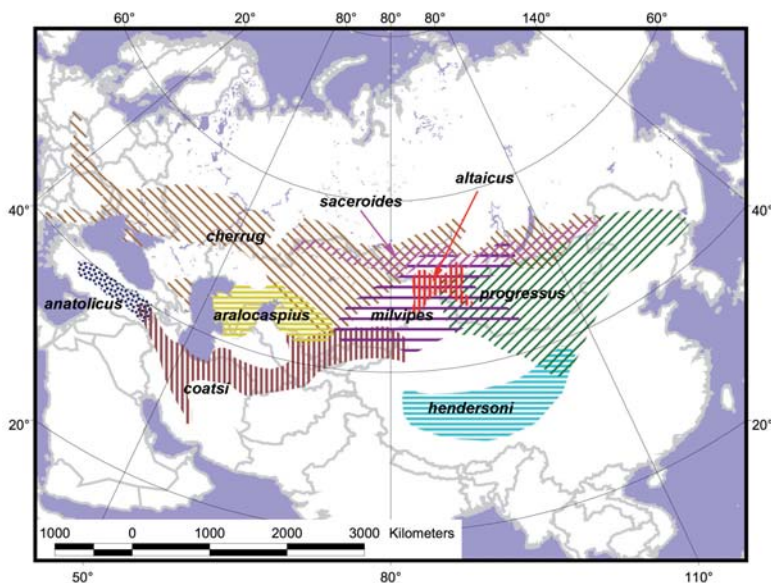
Некоторые авторы делят балобанов на три подвида. С подобной точкой зрения тоже можно согласиться, интересным становится лишь вопрос, где и в силу каких критериев проводится между ними грани-

что we know about them today, it is undoubtedly justified to classify them as independent subspecies.

The Centralasian Saker Falcons (*F. ch. milvipes* Jerdon, 1871) (fig. 6) inhabit the foothills and the lower parts of mountain ridges which restrict the area of Central Asia from Kazakhstan and Siberia in the shape of a strip, which extends from the South West to the North East through Tien-Shan, excluding its Western end, the Dshungarian Alatau, Tarbagatay, Altai and the Sayan region. They differ from the other subspecies of Eastern Saker Falcons described above in their stronger developed horizontal markings. The colouring of the crown has a rust-coloured shade. The basic colour of the upperparts is a greyish brown. The colouring of the horizontal marking and the edge of the feathers ranges from a pale sandy colour to a rusty ochre. The bluish shade is more pronounced in the male individuals and is most perceptible at the rump. Adult falcons are sedentary, young ones migrate to the South beyond the borders of the distribution of the subspecies for over wintering. They build their nests exclusively on rocks of medium and even small height. Sometimes they also live on high mountain plateaus at a height of as much as 2,500 m. Among their prey animals prevail different species of gerbils and, less often, sousliks.

Most researchers regard the Mongolian Saker Falcon (*F. ch. progressus* Stegmann, 1925) as related to the Centralasian Saker Falcon mentioned above (for instance, Stepanyan, 1975). Besides the light colouring and the large size, adult individuals have a very pronounced horizontal marking on the upperparts and a vivid light bluish shade not only at the rump but also on the back and even the tail (fig. 7). Apart from South Transbaikalia and Eastern Mongolia, the distribution range of these birds seems to extend in Eastern direction to the borders of the distribution of the species at the Great Chingan. They inhabit flat and slightly hilly planes or small mountains with small rock spurs. They usually build their nests in niches of rocks but occasionally also on the ground. The Brandt's vole (*Lasiopodomys brandti*) is the most important prey of these falcons. Adult falcons are sedentary, the young ones migratory.

The Tibetan Saker Falcon (*F. ch. hendersoni* Hume, 1871) (fig. 8) lives at elevation of 3,000–5,000 m. The colouring of the adult bird reminds one primarily of the Common Kestrel. The horizontal markings are most



Современное представление о распространении подвидов балобана (по Р. Пфедфер, И. Карякин, Е. Потапов).

Modern concept of Saker Falcon subspecies distribution (by R. Pfeffer, I. Karyakin, E. Potapov).

ца. Например, Е. Козлова (1975) полагает, что птицы с наиболее «примитивным» рисунком, при котором взрослый наряд едва отличается от юношеского, населяют преимущественно западные части ареала вида. Следовательно, именно там, где-то в горах Восточной Европы, пишет автор, следует искать родину балобанов. Далее на восток рисунок оперения балобанов постепенно усложняется, принимая всё более «прогрессивные» черты, одновременно усиливается и возрастной диморфизм. Самые «прогрессивные» балобаны, согласно Е. Козловой, населяют Монголию, Наньшань, Восточный Тибет и Западный Китай и образуют второй подвид. Все остальные балобаны, имеющие промежуточные между этими двумя полюсами признаки, обитающие в центральной Сибири, на Алтае, на востоке Казахстана и в Средней Азии, образуют третий подвид. Не вдаваясь в дискуссию о месте зарождения балобанов и примитивности или прогрессивности рисунка их наряда, полагаю, что если исходить из деления на 3 подвида, логичнее было бы ко второму отнести только птиц из Тибета, наряд которых имеет несколько принципиальных отличий от всех остальных восточных балобанов. Тогда к третьему подвиду, помимо перечисленных выше, должны были бы отойти популяции из Монголии и Западного Китая.

В результате анализа митохондриальной ДНК балобанов М. Винк (2007) также выделяет по меньшей мере три генетические линии развития, но, очевидно повторяя ошибку Ф. Ниттингер, тоже утверждает, что они географически не локализованы. Жаль, что из статьи нельзя узнать, какие морфологические признаки или особен-

developed in the Tibetan Saker Falcon: at the back, its reddish rusty spots merge into the regular shape of stripes which reach up to the neck. At the flanks, trousers and undertail coverts, the blackish spots also form horizontal lines which remind one of the markings of Peregrine Falcons and some subspecies of the Gyrfalcon and the Lanner Falcon. Finally, in contrast to most subspecies of the Saker Falcon, the almost black and brownish black crown is not lighter than the back. Only in the outward appearance of Altai Falcons may some similarities be found. Adult Tibetan Saker Falcons are sedentary, young ones migratory. Their breeding period starts fairly early, they build their nests on rocks; and in their diet supply the dependence on one prey species, the Black-Lipped Pika (*Ochotona curzoniae*), is remarkable.

Among the publications of the previous decades which dealt with the problematic of the Altai Falcons (*Hierofalco altaicus* Menzbier, 1891; syn.: *Hierofalco lorenzi* Menzbier, 1900; *Falco gyrfalco altaicils* Menzbier, 1891) in one way or another, the articles by P. Pfander (1994 and 1999) stand out already because he describes the distinctive features of the appearance of these birds in detail and, moreover, correctly from the start. In the publications of earlier authors, who had a fairly concrete idea of the appearance of the Altai Falcon, their attempts to solve the riddles presented by these birds were impeded by the lack of material – in more recent publications, however, researchers were hindered by their incorrect assumptions as to the appearance of these birds. In my opinion, only this may explain that the majority of contemporary researchers hold the position that the Altai Falcons are only a variation of the subspecies of the Saker Falcon, differing merely in colour. Figure 9 shows the typical Altai Falcon (*F. ch. altaicus* Menzbier, 1891) of dark morph and an individual of pale morph (such birds were once referred to as Lorenz Falcons), on whose head the helmet-like marking is fully remained. The birds on the illustration both have a dark, black-brown crown which is not lighter than the colouring of the back. Striking are also the undertail coverts that are lined with hori-

ности биологии характеризуют птиц этих трёх линий.

О том, что деление на подвиды всегда в какой-то мере субъективно, а определение границ их распространения более или менее произвольно, и, в отличие от видов, между признаками подвидов есть обыкновенно полная шкала переходов, справедливо рассуждает в своей назидательной статье П. Пфандер (2007) и предлагает разделить балобанов на три подвида – обыкновенный (западный) балобан, тибетский и туркестанский. Всю остальную грандиозную территорию от востока Китая до Малой Азии населяют, на его взгляд, птицы, которых невозможно отнести к какому-либо подвиду и являющиеся продуктом гибридизации выделенных им трёх форм. При этом автор игнорирует наличие на указанной территории нескольких географически локализованных форм, имеющих не менее выраженные признаки, чем, например, туркестанские балобаны.

Как уже упоминалось, разделение того или иного вида на подвиды неизбежно субъективно. Наряду с различиями в объёме анализируемой информации, имеют значение критерии, которыми руководствуется тот или иной исследователь, выделяя подвид, а также, полагаю, индивидуальная способность к различению деталей окраски, рисунка или пропорций исследуемых объектов. Например, я плохо знаю западных балобанов, которые мне знакомы лишь по эпизодическим наблюдениям в Бетпакдале на юго-востоке и в Наурзуме на северо-западе Казахстана. Возможно, правы те исследователи, которые делают их на дунайских и волжских балобанов. Возможно, на огромном протяжении ареала западных балобанов вполне можно было бы выделить ещё одну или две географически привязанные и хорошо узнаваемые формы (Г.П. Дементьев, 1951, выделял два подвида западных балобанов – *F. ch. danubialis* Kleinschmidt, 1939 и *F. ch. cherrug* Gray, 1833–34, которые позже были слиты Л.С. Степаняном, 1975, в один подвид *F. ch. cherrug*). Например, мне довелось хорошо рассмотреть двух самок ловчих птиц, взятых из гнезда в Сибири близ Красноярска, которые резко отличались от западных казахстанских балобанов контрастной тёмной расцветкой с очень заметным сизым оттенком. Но в силу плохого знания обсуждаемой формы, для меня обыкновенный балобан (*F. ch. cherrug*) всё ещё остаётся единственным

zontal marks. Apart from the Altai Falcons, one can observe such a marking only among Tibetan Saker Falcons. Most often, one can meet the Altai Falcons in the regions of Altai and Sayan, but they also migrate as far North as the Minussinsk depression and South to the central regions of Tien-Shan – that is to say, predominantly within the distribution of the Centralasian Saker Falcons. One verified case of an encounter with a breeding Altai Falcon was documented by P. Pfander (1994). It cannot be ruled out that the Altai Falcons are able to get into the distribution of Mongolian Saker Falcons. Among various hypotheses on the origin of the Altai Falcons, the proposal of P. Pfander persuades through its logics. He assumes that at the end of the last glacial period, an isolated population of Gyrfalcons could have remained on the high mountains of the Altai and was assimilated by populations of Saker Falcons migrating north when the climate became warmer. The preservation of some individuals in this region that show features of Gyrfalcons in terms of colouring and marking of the plumage, and possibly in some characteristics of their biology, provides evidence of former hybridization of two closely related species.



Обыкновенные балобаны (*Falco cherrug cherrug*). Фото с сайта проекта "Охрана балобана (*Falco cherrug*) в Карпатах (LIFE06 NAT/HU/000096)".

Common Saker Falcons (*Falco cherrug cherrug*). Photos from "Conservation of Saker (*Falco cherrug*) in the Carpathian Basin (LIFE06 NAT/HU/000096)".



Обыкновенный
балобан.
Фото В. Мосейкина.

Common Saker Falcon.
Photo by V. Moseykin.

подвидом, который во взрослом наряде не получает поперечного рисунка. Он также населяет преимущественно равнинные степные и лесостепные районы Евразии, специализируется на питании разными видами сусликов, устраивает гнёзда чаще на деревьях, чем на скалах и совершает регулярные сезонные миграции. На рисунке 2 изображён такой сокол из Наурзума.

Различия в облике восточных балобанов, у которых в целом с запада на восток увеличивается возрастной диморфизм в окраске и рисунке, выражающийся в нарастании степени выраженности поперечного рисунка и сизого оттенка в оперении взрослых птиц, давно подмечены, хотя объясняются разными исследователями по-разному. Наряду с представлением о том, что в месте зарождения вида птицы имеют самый примитивный, древний наряд, который по мере расселения принимает всё более современные, прогрессивные черты (Б. Штегман даже назвал монгольский подвид балобанов «*F. ch. progressus*»), существует мнение, что поперечный рисунок имеет сигнальную функцию и степень его выраженности зависит от осёдлости соколов (Baumgart, 1980). Что касается первой точки зрения, то мне трудно представить, что зарождение вида произошло в районах, наименее пригодных для его существования. Напротив, родину балобанов я скорее предположил бы в полупустынных невысоких горах Центральной и Восточной Азии, где они имеют целый ряд кормовых объектов, доступных на протяжении всего года, а также идеальные условия для охоты и гнездования. Не убеждают и умозаключения В. Баумгарта. Следуя его логике, балобанов с наиболее выраженным поперечным рисунком следовало бы искать на юге Средней Азии, где как

However, this hypothesis has also some weak points. For instance, one could expect the Altai Falcons to have, apart from specific peculiarities of colouring and marking, a transitional nature in terms of size and proportions. But in this regard they prove to be typical Saker Falcons. The DNA analysis of the Altai Falcons did not show any difference from the regional Saker Falcons, either (Wink et al., 2007). And finally, the obvious similarity of key features of the Altai Falcons to those of the Tibetan Falcons is completely ignored.

In my opinion, the Altai and the Tibetan Saker Falcons are more archaic subspecies that possibly have preserved in their outward appearance many features of the mutual ancestor of the Saker Falcons and the Gyrfalcons. According to V. Moseikin (pers. com.), this subspecies was remained in its pure form on a very limited territory of the Russian Altai where it inhabits mountainous taiga regions with a high humidity which are not very attractive for “normal” Saker Falcons. With increasing distance from the core distribution of this subspecies, the zone of hybridization of Saker Falcons with other subspecies shows not as much through gradual decrease of the features of Altai Falcons, but simply through the decline of the number of birds within the population which have the typical “Altai” appearance. Even in the surrounding of Issyk-Kul and Almaty, which are more than 1000 km away from the core of the subspecies, there are typical Altai Falcons breeding. Far off points where one still can meet breeding Saker Falcons that have preserved the outward appearance of Altai Falcons obviously mark out the borders of the former distribution of the subspecies.

Summing up, one can identify following subspecies of the Saker Falcon: Common, Tibetan, Altai (disappearing subspecies), Mongolian, Centralasian, Turkestanian, Chink and Anatolian. The differentiation of Saker Falcons of Western and Eastern type has gone so far that they virtually do not hybridize in most contact zones of their distribution. Where this happens, the hybridization zone is comparatively narrow, and the birds within it show a great variety of features, not only in terms of outward appearance, but also with regard to the characteristics of their biology. For this reason I tend to treat these falcons – although I call them “Siberian Saker Falcons” – not as a special subspecies, but rather as a product of the hybridization of “almost-species” – the Western and the Eastern Saker Falcons.

взрослые, так и молодые птицы осёдлы. На самом же деле подобные соколы обитают на Тибете и в Восточной Монголии. Я не сомневаюсь, что особенности окраски и рисунка балобанов имеют адаптивный характер, хотя искать им простые объяснения – неблагодарное дело. В любом случае они каким-то образом связаны с характеристиками среды обитания. Не случайно, например, что обитающие практически в одинаковых биотопах и ведущие сходный образ жизни туркестанские балобаны, ланнеры и шахины имеют поразительное сходство во внешности, имеющее, несомненно, конвергентную природу. Это сходство настолько велико, что иногда вводит в заблуждение даже специалистов. Так, в 1983 г. Алматинский зоопарк, получивший лицензию на изъятие из природы для своей коллекции шахинов, обратился за помощью к одному узбекскому орнитологу, занимавшемуся изучением крупных соколов и знавшему несколько гнёзд этих редких птиц. Тот с готовностью откликнулся на эту просьбу и вскоре зоопарк действительно получил птиц, но не шахинов, а четырёх туркестанских балобанов! Спустя более 15 лет я показал одного из потомков этих птиц д-ру Г. Троммеру, известному автору многих книг и статей о хищных птицах и, особенно, крупных соколах, которого трудно заподозрить в их незнании. Несмотря на то, что птицу в вольере можно было отлично рассмотреть, мне так и не удалось убедить Троммера в том, что она не ланнер, а балобан.

Взрослого туркестанского балобана (*F. ch. coatsi* Dementiev, 1945), как уже указывалось, от других подвидов отличает яркая окраска (рис. 3): темя венчает рыжеватая шапочка, верх, испещрённый достаточно выраженным, хотя и не очень контрастным поперечным рисунком, имеет сильный серовато-сизый оттенок, на перьях груди и брюшка заметный кремовый налёт, продольные пестрины на боках и штанах лишь изредка принимают поперечный характер в форме сердцевидных капель. Окраска молодых туркестанских балобанов довольно контрастна и сильно напоминает окраску молодых ланнеров. Размеры относительно небольшие. Область распространения туркестанских балобанов огромной подковой с северо-востока на юго-запад по хребту Каратау, предгорьям Западного Тянь-Шаня, Памиро-Алая, Копетдага, Балхан и, по меньшей мере, востока Эльбурса охватывает большие песчаные пустыни Средней Азии. Все гнёзда,

которые мне удалось найти, располагались в нишах очень высоких скал. К размножению приступает рано, в южном Узбекистане кладки появляются уже в начале февраля (Митропольский и др., 1987), а гнездо птенцы покидают в первой половине мая. Взрослые и, по крайней мере в южной части ареала подвида, молодые птицы осёдлы. Доля птиц в питании, по некоторым наблюдениям, выше, чем у других подвидов балобанов (Дементьев, 1951).

К этому же подвиду обычно относят и соколов, населяющих плато Устюрт и Мангышлак. В коллекции Института зоологии в Алматы хранилось несколько тушек молодых и взрослых птиц из этого отдалённого и труднодоступного района. Лишь хорошо узнав туркестанских балобанов, я понял, как разительно отличаются от них птицы с Устюрта. В окраске этих мелких соколов не было ничего от яркости расцветки туркестанских балобанов: вместо ярко-рыжего темени – грязновато-белое, вместо чёрных длинных усов – едва заметные тени на щеках, вместо серовато-сизой спины – светло-глинистые тона, да и поперечный рисунок едва намечался только в её нижней части. Чтобы лучше узнать этих птиц, я организовал несколько экспедиций. Как выяснилось, характернейшей особенностью устюртских балобанов была бросающаяся в глаза привязанность к высоким меловым и песчанниковым обрывам, протянувшимся на Устюрте и Мангышлаке причудливой сетью на тысячи километров и маркирующим береговую линию постепенно отступавшего древнего моря. По предложению российского художника и



Чинковый балобан (*Falco cherrug aralocaspius*).
Фото И. Карякина.

Chink Saker Falcon (*Falco cherrug aralocaspius*).
Photo by I. Karyakin.



Монгольский балобан
(*Falco cherrug progressus*).
Фото Гомбобатора С.

Mongolian Saker Falcon
(*Falco cherrug progressus*).
Photo by Gombobaatar S.

постоянного участника этих экспедиций В. Горбатова мы назвали этих птиц «чинковыми балобанами» (чинк – местное название описанных выше обрывов). Ранее подвид был описан как аралокаспийский балобан (*F. ch. aralocaspius* Kleinschmidt, 1939). Хорошее представление о том, как выглядят чинковые балобаны, а также чинки, в нишах которых они обычно устраивают свои гнёзда, даёт рисунок 4. В пределах ареала чинковых балобанов, ограниченного на западе побережьем Каспийского моря

и охватывающем пустынные равнины Тургайского плато примерно до р. Сарысу на востоке, а также западные районы песчаных пустынь Кызылкум и Каракум, эти соколы неизменно стремятся гнездиться в нишах обрывов – будь то чинки Устюрта и Мангышлака, обрывы вокруг побережья Аральского моря, береговые обрывы рек или каньоноподобных пересохших русел, и лишь крайне редко поселяются в скалах небольших пустынных гор, а в последние годы и на опорах электропередачи (Карякин и др., 2005). Взрослые чинковые балобаны осёдлы, к размножению приступают рано (в 1993 г. в одном из гнёзд 2 мая были уже полностью оперённые, готовые к вылету, птенцы), в питании этих соколов преобладают разные виды песчанок. Дальше всего на запад восточные балобаны, взрослые особи которых имеют поперечный рисунок, проникают в Малой Азии. Я видел в европейских соколиных питомниках трёх живых птиц, изъятых некогда из гнёзд в районе города Конья, а также одну тушку взрослой птицы, добытой близ Эрзерума, в коллекции Московского университета. Крупной величиной, а также особенностью окраски и рисунка (рис. 5) анатолийские балобаны (*F. ch. anatolicus*) (так решил я их назвать) больше всего напоминали некоторых птиц из Центральной Азии, ближайšie места обитания которых находятся в предгорьях Тянь-Шаня почти в 4000 километров дальше на восток. Зато ближайšie соседи – туркестанские балобаны в горах Эльбурса, чинковые – на восточном побережье Каспия и уж тем более обыкновенные – в Крыму или на Балканах, имеют с анатолийским балобаном очень мало общего. Своеобразие соколов из Малой Азии отмечали и дру-

гие авторы (Дементьев, 1936; Baumgart, 1980). Конечно, детали распространения, вариаций в окраске и особенностей биологии этих балобанов должны стать предметом будущих исследований, но из того, что о них известно на сегодняшний день, на мой взгляд, справедливость выделения их в самостоятельный подвид не вызывает сомнений.

Центральноазиатские балобаны (*F. ch. milvipes* Jerdon, 1871) (рис. 6) населяют предгорья и отроги мощных хребтов, ограничивающих Центральную Азию от Казахстана и Сибири полосой, протянувшейся с юго-запада на северо-восток через Тянь-Шань, исключая его западную оконечность, Джунгарский Алатау, Тарбагатай, Алтай и Саяны. От других форм восточных балобанов, описанных выше, их отличают большее развитие поперечного рисунка, как на спине, так, нередко, и на боках и штанах. Окраска темени, хотя и имеет часто ржавчатый или винный оттенок, тем не менее, не сопоставима по яркости и интенсивности с окраской темени туркестанских балобанов. Основной тон верха – серовато-бурый, поперечный рисунок и каймы перьев – от бледно-песочного цвета на выгоревших птицах до рыжевато-охристого в свежем пере. Сизый налёт сильнее выражен у самцов и особенно заметен на поясице. Взрослые соколы осёдлы, молодые в первый год жизни улетают на зимовку на юг за пределы ареала подвида. Гнёзда устраивают исключительно на скалах, обычно средней или даже небольшой высоты, в предгорьях крупных хребтов или в невысоких скалистых горах. Иногда, если позволяют условия, живут и на высокогорных плато (наибольшая абсолютная высота среди известных мне гнёзд приближалась к 2,5 тыс. м). Среди кормовых объектов преобладают разные виды песчанок, реже – суслики.

Монгольский балобан (*F. ch. progressus* Stegmann, 1925), описанный в качестве самостоятельного подвида Б.К. Штегманом, большинством исследователей объединяется с предыдущим, центральноазиатским (Степанян, 1975). Все мои сомнения о правильности той или иной точки зрения развеялись после того, как я впервые увидел тушки этих птиц в коллекции Института зоологии в Санкт-Петербурге. Помимо общей светлой окраски и крупной величины, у взрослых особей в глаза бросалось очень сильное развитие поперечного рисунка верха и интенсивный светло-сизый налёт не только на поясице, но и на спи-

не и даже на хвосте. Всё это резко отличало их от всех других балобанов, что мне довелось видеть раньше. Спустя два года я увидел, наконец, и живых птиц. Первое впечатление – это вовсе не балобан, а кречет. Импозантная величина, массивная голова с крупным, светлоокрашенным клювом, пышное, густое оперение – всё это разительно напоминало северного соседа (рис. 7). Помимо Южного Забайкалья и Восточной Монголии, эти птицы, по видимому, идут в своём распространении на восток до границ вида на Большом Хингане. Населяют плоские и слабо холмистые равнины или невысокие горы с выходами небольших скал. Гнёзда располагают обычно невысоко в нишах скал, а нередко – и на земле. Многими авторами полёвка Брандта (*Lasiopodomys brandti*) единодушно признаётся важнейшим кормовым объектом этих соколов. Взрослые птицы осёдлы, молодые совершают миграцию далеко за пределы гнездового ареала подвида.

Тибетские балобаны (*F. ch. hendersoni*, Hume, 1871) (рис. 8) в ряду форм восточных балобанов стоят особняком. Их необычность проявляется и в высокогорном характере местообитаний (3000–5000 м над уровнем моря), и в расцветке взрослых птиц, больше всего напоминающей расцветку пустельг, и, наконец, в рисунке, поперечный характер которого именно у тибетских балобанов находит своё максимальное выражение: кирпично-ржавчатого цвета пятна на спине сливаются в правильные полосы, поднимающиеся до шеи. На боках и штанах, а также на подхвостье черноватые пятна также образуют поперечные полосы, напоминающие рисунок сапсанов или некоторых подвидов кречетов или ланнеров.

Наконец, почти чёрное или коричневатое-чёрное темя, в отличии от остальных подвидов балобанов, не светлее спины. Лишь во внешности алтайских соколов, о которых речь пойдет ниже, обнаруживаются сходные черты. Взрослые тибетские балобаны осёдлы, молодые – перелётны. Размножаются сравнительно рано, гнездятся на скалах, в питании особенно

велика зависимость от одного вида – черногубой пищухи (*Ochotona curzoniae*).

Из работ, появившихся в последние десятилетия, которые так или иначе затрагивали проблематику алтайских соколов (*Hierofalco altaicus* Menzbier, 1891; синонимы: *Hierofalco lorenzi* Menzbier, 1900; *Falco gyrfalco altaicils* Menzbier, 1891), на мой взгляд, особого внимания заслуживают статьи П. Пфандера (1994; 1999) уже потому, что он с самого начала подробно и, главное, верно даёт характеристику внешних признаков этих птиц. И если в статьях старых авторов, которые также имели чёткое представление о том, как выглядят алтайские сокола, лишь очень незначительный объём материала, которым они располагали, затруднял поиски решения загадки этих птиц, в более поздних исследованиях этому препятствовало неверное представление о том, что они из себя представляют. В частности, в монографии о кречетах Е. Потапова и Р. Сейла (Potapov, Sale, 2005) на обеих фотографиях алтайских соколов запечатлены простые балобаны центральноазиатского подвида. Только этим я могу объяснить утвердившуюся в настоящее время позицию, которую заняли большинство исследователей, видящих в алтайском соколе лишь цветовую вариацию одного из подвидов балобана. На рис. 9 изображены типичный «алтаец» тёмной окраски и интересный вариант светлой окраски (*F. ch. altaicus* Menzbier, 1891). Интересен он тем, что не часто у светлых птиц (называвшихся когда-то соколом Лоренца) на голове полностью сохраняется тёмный шлемоподобный рисунок. Помимо того, что обе птицы на иллюстрации имеют тёмное, черновато-бурое темя, которое не светлее спины, в глаза бросаются и перья подхвостья, испещрённые тёмным поперечным рисунком. Не останавливаясь на нескольких других характерных, хотя и менее заметных признаках, хочу отметить, что при всей вариативности расцветки и рисунка балобанов, помимо алтайских соколов, птиц со сходным рисунком можно встретить только среди тибетских балобанов. При этом ареал тибетских балобанов не перекрывается с областью распространения птиц, называемых алтайскими соколами. Те, чаще всего встречаясь на Алтае и в Саянах, проникают на север до Минусинской котловины, а на юг – до центральных районов Тянь-Шаня, то есть, обитают преимущественно в пределах ареала центральноазиатского балобана. По мень-



Тибетский балобан (*Falco cherrug hendersoni*). Фото Е. Потапова.

Tibetan Saker Falcon (*Falco cherrug hendersoni*). Photo by E. Potapov.



Самец алтайского сокола (*Falco cherrug altaicus*) тёмной окраски на гнезде. Фото И. Карякина.

Male of the Altai [Saker] Falcon (*Falco cherrug altaicus*) dark morph on the nest.
Photo by I. Karyakin.

шей мере один достоверный случай встречи гнездящегося алтайского сокола в ареале обыкновенного балобана (к этому подвиду принадлежал и один из партнёров) отмечен П. Пфандером (1994). Не исключено, что алтайские соколы могут проникать и в ареал монгольских балобанов. Среди различных гипотез, объясняющих суще-

ствование в пределах ареалов нескольких подвидов балобанов птиц, резко отличающихся целым комплексом признаков, своей логичностью подкупает гипотеза, предложенная в уже упоминавшихся статьях П. Пфандером. Он полагает, что в конце последнего ледникового периода в высокогорьях Алтая и Саян могла остаться изолированная популяция кречетов, которая в ходе потепления климата и сопутствующего ему остепнению региона была ассимилирована проникающими на север популяциями балобанов. Сохранение в этом районе особей, обладающих в расцветке и рисунке оперения, а возможно и в некоторых чертах биологии, некоторыми кречетиными признаками является свидетельством былой гибридизации двух близких видов. Но и эта гипотеза, на мой взгляд, имеет слабости. Например, можно было бы ожидать, что помимо специфических особенностей расцветки и рисунка (которые, кстати, и у кречетов встречаются достаточно редко), алтайские соколы должны были бы иметь промежуточный характер в пропорциях и размерах. Однако, они в этом отношении – типичные балобаны. Анализ ДНК алтайских соколов также не выявил никаких отличий от местных балобанов (Wink et al., 2007). И, наконец, игнорируется явное сходство ключевых признаков алтайских соколов с такими же признаками тибетских балобанов. На мой взгляд, алтайские соколы и тибетские балобаны – наиболее архаичные подвиды, возможно сохранившие в своём облике многие черты общего для балобанов и кречетов предка. Именно этим объясняется наличие ряда признаков, отсутствующих у других форм балобанов, но имеющих у некоторых кречетов. Имея хорошо изолированный ареал в высокогорьях Тибета, тибетский балобан в значительной мере сохранил исходный облик. Алтайские соколы, смешиваясь с другими балобанами, постепенно сокращали свой ареал и, по сведениям В. Мосейкина

(личное сообщение), этот подвид в чистом виде сохранился на очень ограниченной территории российского Алтая, где обитает в горных таёжных районах с очень высокой влажностью, которые мало привлекательны для «нормальных» балобанов, то есть, экологически от них изолированы. Любопытно, что, по мере удаления от ядра подвида, зона смешения с балобанами других подвидов характеризуется не столько постепенным ослаблением специфических признаков алтайских соколов, сколько простым уменьшением численности в популяции птиц, имеющих типичный облик «алтайцев». То есть, даже в окрестностях Иссик-Куля или Алматы, которые от сохранившегося ядра подвида отделяет более 1000 км, можно встретить на гнездовании типичных алтайских соколов. По-видимому, это объясняется исключительной доминантностью ключевых признаков алтайских соколов. Не случайно даже в смешанных парах большая часть потомства выглядит как «алтайцы». Я опросил владельцев многих питомников, которые разводят алтайских соколов, и от всех получил подтверждение тому, что наблюдал и в природе: если в паре оба родителя имеют типичные признаки подвида (при этом не приходится сомневаться, что их предки многократно смешивались с «нормальными» балобанами), всё потомство имеет «алтайскую» внешность. Крайние точки, где всё ещё встречаются гнездящиеся балобаны, сохранившие облик типичных алтайских соколов, очевидно, маркируют границы бывшего распространения этого подвида.

Резюмируя, приходится констатировать,



Самец алтайского сокола светлой окраски около гнезда. Фото И. Карякина.

Male of the Altai [Saker] Falcon pale morph near the nest. Photo by I. Karyakin.

что оценивая географическую изменчивость балобанов, можно выделить следующие локальные формы: обыкновенный, тибетский, алтайский (исчезающий), монгольский, центральноазиатский, туркестанский, чинковский и анатолийский балобаны (последний до сих пор не описывался как самостоятельный подвид).

Дифференциация балобанов западного и восточного типов зашла настолько далеко, что в большинстве мест контакта их ареалов они практически не смешиваются. Там же, где это происходит, зона гибридизации сравнительно узкая, птицы в ней отличаются, в зависимости от преоб-

Птенцы алтайского сокола в гнезде.
Фото И. Карякина.

Chicks of the Altai [Saker] Falcon in the nest.
Photo by I. Karyakin.



ладания доли крови той или иной формы, значительным разнообразием признаков, выражающихся не только во внешности, но и в особенностях биологии. Подобную картину можно наблюдать в зоне гибридизации многих близких видов, например чёрной (*Corvus corone*) и серой вороны (*C. cornix*) или обыкновенного (*Buteo rufinus*) и мохноногого курганника (*B. hemilasius*). Поэтому я таких соколов, хоть и называю «сибирскими балобанами», склонен рассматривать не как особый подвид, а как продукт гибридизации «почти видов» – западных и восточных балобанов.

Благодарности

Автор благодарит выдающегося российского художника-анималиста Вадима Горбатова не только за мастерски выполненные иллюстрации к этой статье, но и за дружбу и поддержку во многих совместных экспедициях.

Литература

Дементьев Г.П. Отряд дневные хищные птицы. – Птицы СССР. Т. 3. М.–Л., 1936. С. 42–100.

Дементьев Г.П. Отряд хищные птицы. – Птицы СССР. Т. 1. М., 1951. С. 70–341.

Карякин И.В., Левин А.С., Новикова Л.М., Паженков А.С. Балобан в Западном Казахстане: результаты исследований 2003–2004 гг. – Пернатые хищники и их охрана, 2005. №2. С. 42–55.

Козлова Е.В. Птицы зональных степей и пустынь Центральной Азии. – Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1975. Т. 59. С. 1–250.

Митропольский О.В., Фотеллер Е.Р., Третьяков Г.П. Отряд Соколообразные. – Птицы Узбекистана. Т. 1. Ташкент, 1987. С. 123–246.

Мошкин А.В. Первая находка балобана на гнездовании в Тюменской области, Россия. – Пернатые хищники и их охрана, 2009. №15. С. 126–127.

Пфандер П.В. Вновь об «алтайском кречете». – Selevinia, 1994. Т. 2. №3. С. 5–9.

Пфандер П.В. Обращение к «молодому фаунисту». – Казахстанский орнитологический бюллетень 2006. Алматы, 2007. С. 189–194.

Сорокин А.Г. Кондо-Алымская орнитологическая аномалия, Россия. – Пернатые хищники и их охрана, 2009. №15. С. 90–96.

Степанян Л.С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Неворобьиные. М., 1975. 370 с.

Baumgart W. Der Sakerfalcon. Wittenberg Lutherstadt, 1980. 160 p.

Glutz v. Blotzheim, U.N., K. Bauer u. E. Bezzel. Handbuch der Vogel Mitteleuropas, Bd. 4. Falconiformes. Frankfurt am Main, 1971. 943 p.

Nittinger F. DNA-Analysen zur Populationsstruktur des Sakerfalken (*Falco cherrug*) und zu seiner systematischen Stellung innerhalb des Hierofalkenkomplexes. Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades Doktor der Naturwissenschaften an der Fakultät für Lebenswissenschaften der Universität Wien. Wien, 2004. 123 p.

Nittinger, F., A. Gamauf, W. Pinsker, M. Wink & E. Haring. Phylogeography and population structure of the saker falcon (*Falco cherrug*) and the influence of hybridisation: mitochondrial and microsatellite data. – Molecular Ecology, 2007. №16. P. 1497–1517.

Pfander P. Neues über den Altai (ger) falcken. – Greifvogel und Falknerei 1998. 1999. P. 131–136.

Potapov E., Sale R. The Gyrfalcon. London, 2005. 288 p.

Seibold I, Helbig AJ, Wink M. Molecular systematics of falcons (family Falconidae). – Naturwissenschaften, 1993. №80. P. 87–90.

Vaurie C. The Birds of the Palearctic Fauna. London, 1965. 763 p.

Wink M. Molekulare Methoden in der Greifvogelforschung. – Greifvogel und Falknerei 1993/1994. P. 17–28.

Wink M., H. Sauer-Gurth, A. El-Sayed u. J. Gonzales. Ein Blick durch die Lupe der Genetik: Greifvogel aus der DNA-Perspektive. – Greifvogel und Falknerei 2005/2006. 2007. P. 27–48.