

# Raptor Research

## ИЗУЧЕНИЕ ПЕРНАТЫХ ХИЩНИКОВ

### *Subspecies Population Structure of the Saker Falcon Range*

### ПОПУЛЯЦИОННО-ПОДВИДОВАЯ СТРУКТУРА АРЕАЛА БАЛОБАНА

Karyakin I.V. (Center of Field Studies, N. Novgorod, Russia)

Карякин И.В. (Центр полевых исследований, Н. Новгород, Россия)

#### Контакт:

Игорь Карякин  
Центр полевых  
исследований  
603000, Россия,  
Нижний Новгород,  
ул. Короленко, 17а-17  
тел.: +7 831 433 38 47  
ikar\_research@mail.ru

#### Contact:

Igor Karyakin  
Center of Field Studies  
Korolenko str., 17a-17,  
Nizhniy Novgorod,  
Russia, 603000  
tel.: +7 831 433 38 47  
ikar\_research@mail.ru

#### Резюме

На основе пространственного анализа фенотипических признаков рассмотрена популяционно-подвидовая структура ареала балобана (*Falco cherrug*). За 12-летний период исследований автором нанесено на карту 1322 гнездовых участка балобанов, собрана коллекция описаний 820 взрослых и 936 молодых птиц на 607 гнездовых участках. В дополнение к этому, привязаны в ГИС описания гнездящихся птиц и их потомства, сделанные коллегами – 48 взрослых птиц и 80 молодых на 39 гнездовых участках, а также 24 коллекционных экземпляра взрослых балобанов, хранившихся в коллекциях зоологических музеев России и Казахстана. Восемь ключевых фенотипических признаков птиц представлены бинарными кодами. На основании пространственного анализа фенотипических признаков в ареале балобана выделены 3 группы (группа западных балобанов и две группы восточных балобанов), распадающиеся на 5 чётко идентифицируемых подвидов, локализованных географически. В статье также рассмотрен статус так называемого «алтайского сокола». ГИС-анализ подтвердил невозможность его выделения в самостоятельный таксон (видового или подвидового ранга). Фенотип «алтайского сокола» не имеет устойчивых признаков, встречается случайно, в том числе в потомстве балобанов других фенотипов, в зоне формирования гибридных популяций всех трёх групп балобанов – в Алтае-Саянском горном узле. Фенотип «алтайского сокола» проявляется в генетически гетерогенной популяции в виде архаичных признаков предковых форм.

**Ключевые слова:** хищные птицы, соколы, балобан, алтайский сокол, *Falco cherrug*, популяции, подвиды, зоогеография, систематика.

Поступила в редакцию 13.11.2010 г. Принята к публикации 15.01.2011 г.

#### Abstract

In the following article subspecies population structure of the range of Saker Falcons (*Falco cherrug*) on the basis of spatial analysis of characters of phenotype is analysed. During the 12-year period of surveys the author has mapped out 1322 breeding territories of Saker Falcons, descriptions of 820 adults and 936 young birds on 607 nesting sites have been collected.

In addition descriptions of nesting birds and their nestlings (in total 48 adults and 80 young birds on 39 nesting sites) made by other scientists have been verified within GIS-software. Descriptions of 24 specimens of adult Saker Falcons, stored in collections of zoological museums of Russia and Kazakhstan have been done too.

Eight main phenotype characters of birds are presented by binary codes. On the base of the spatial analysis of phenotype characters three groups were distinguished within the species range (the group of Western Saker Falcons and two groups of Eastern Saker Falcons), which in their turn split in five clearly identified subspecies localized geographically. Also in the article status of the "Altai Falcon" is discussed. GIS-analysis has unequivocally shown impossibility of referring the subspecies neither to separate species nor to separate subspecies. Phenotype of the "Altai Falcon" or *altaicus* has not any regular characters and occurs occasionally including occurrence in offspring of the Sakers of other phenotypes in the zone of overlapping and hybridization of all three forms of Sakers – the Altai-Sayan mountains. The phenotype *altaicus* is manifested in the genetically heterogeneous populations in the form of archaic characters of ancestry forms.

**Keywords:** raptors, birds of prey, falcons, Saker Falcon, Altai Falcon, *Falco cherrug*, populations, subspecies, zoogeography, taxonomy.

**Received:** 13/11/2010. **Accepted:** 15/01/2011.

#### Введение

Значительная индивидуальная изменчивость балобанов (*Falco cherrug*) на начальных этапах развития систематики привела к тому, что было описано около 11 подвидов. В послевоенное время в СССР признавалось около половины этих подвидов (Дементьев, 1951; Степанян, 1990), в то время как за рубежом была принята позиция Ч. Вори (Vaurie, 1961; 1965). Согласно ей, вид включает всего два подвида – обычновенный или западный бало-

#### Introduction

On the initial stages of taxonomy development the significant individual variability of Saker Falcons (*Falco cherrug*) led to the description of 11 subspecies. Soviet taxonomy let one half of this number of subspecies be (Dementev, 1951; Stepanyan, 1990) while taxonomists in the countries of the far abroad accepted the viewpoint of Vaurie (1961; 1965) according to which only two subspecies exist: the Common or Western Saker Falcon (*F. ch. cherrug*) and

бан (*F. ch. cherrug*) и центральноазиатский (монгольский) или восточный балобан (*F. ch. milvipes*), а в ареале центральноазиатского балобана обитает самостоятельный вид – алтайский сокол (*F. altaicus*). Именно эта позиция была принята и в последней российской сводке (Коблик и др., 2006), явно ориентированной на западный подход к систематике балобана, игнорируя весь тот свод материала, который был накоплен советскими орнитологами.

Казалось бы, всё очевидно: «изменчивость балобанов носит клинальный характер и проявляется в постепенном развитии в направлении с запада на восток поперечного светлого рисунка на верхней стороне тела, в развитии пепельносизых тонов в оперении верхней стороны тела, особенно на верхних кроющих хвоста и на рулевых, поперечного рисунка на оперении голени и боков тела, в потемнении окраски пестрин на нижней стороне тела» (Степанян, 1990). В связи с этим можно условно провести границу между западными и восточными балобанами где-нибудь в центре ареала вида и принять западный подход к выделению двух подвидов, что, собственно, и сделано во многих зарубежных орнитологических сводках. Однако, исследования последних лет показывают сильную упрощённость этого представления.

В данной статье сделана попытка подойти к рассмотрению подвидового деления балобана на основе популяционной структуры ареала вида с привлечением ГИС-анализа к выделению популяций с разными фенотипическими характеристиками.

### **Антология подвидового деления балобанов**

Неоднозначность взглядов на подвиды соколов осложняется тем, что в Центральной Азии определённо стыкуются ареалы нескольких подвидов, образуя смешение всевозможных фенотипов, причём границы ареалов этих подвидов интерпретируются разными авторами по-разному.

По Г.П. Дементьеву (1951) в ареале балобана выделяется 6 подвидов: **европейский балобан** (*Falco cherrug danubialis* Kleinschmidt, 1939), **обыкновенный балобан** (*Falco ch. cherrug* Gray, 1834), **сибирский (джунгарский) балобан** (*F. ch. saceroides* Bianchi, 1907), **туркестанский балобан** (*F. ch. coatsi* Dementiev, 1945), **монгольский (центральноазиатский) балобан** (*F. ch. milvipes* Jerdon, 1871), **тибетский балобан** (*F. ch. hendersoni*

the Centralasian (Mongolian) or Eastern Saker Falcon (*F. ch. milvipes*). The Altai Falcon (*F. altaicus*) that breeds within the Eastern Saker range was recognized as a separate species. Modern studies have shown that this taxonomy, being greatly simplified.

In the article the attempt to analyze the Saker Falcon subspecific division on the basis of population structure of species range using GIS-analysis for outlining populations with different phenotype characters is being done.

### **Anthology of subspecific division of the Saker Falcon**

Dementyev (1951) divided the Saker Falcon into 6 subspecies: the European Saker Falcon (*Falco cherrug danubialis* Kleinschmidt, 1939), Common Saker Falcon (*Falco ch. cherrug* Gray, 1834), Siberian (Jungar) Saker Falcon (*F. ch. saceroides* Bianchi, 1907), Turkestan Saker Falcon (*F. ch. coatsi* Dementiev, 1945), Centralasian or Mongolian Saker Falcon (*F. ch. milvipes* Jerdon, 1871), Tibetan Saker Falcon (*F. ch. hendersoni* Hume, 1871).

The European Saker Falcon were distributed in Europe from Bohemia to the central parts of European part of Russian Federation, in Hungary, Beskids, Carpathians, in Carpathian parts of West Ukraine, in Bulgaria and Dobruja; in forests and forest steppes of Ukraine and Russia southwards to Crimea, eastwards to the Don river basin (Sakers from the Voronezh, Penza, Ryazan district were referred to this subspecies), northwards to the south parts of Moscow and Tula districts. The Common Saker Falcon inhabited the region eastwards from the previous subspecies, from the Volga river basin and South Ural in Kazakh and south Siberian steppes eastwards to the Kulunda and Minusinsk steppes. The north border of the range of this subspecies was drawn at the Middle Volga in the Sura river basin and in the Kama river basin near Chistopol, in West Siberia near Tyumen and Krasnoyarsk. The south border was draw in Naurzum, Tersek, Syapsyn forests (Kazakhstan) towards the East Kazakh upland and the Altai outskirts and near Achinsk and Minusinsk. It was assumed to intergrade with the Siberian Saker Falcon in the Krasnoyarsk forest-steppes and the Minusinsk depression: falcons shot at the nests on cliffs were referred to *saceroides*, while the adult female *cherrug* was shot at the nest on the tree located near the Dadonovka village at May, 26 1926. The bird, which was observed by Kots on the larch near Saybasch

Hume, 1871). **Европейский балобан** был распространён в Европе от Богемии до центральных областей Европейской части России, в Венгрии, Бескидах и Карпатах, в прикарпатских частях Зап. Украины, в Болгарии и Добрудже; в степной и лесостепной полосе Украины и России на юг до Крыма, на восток до бассейна Дона (к этой форме относились балобаны из Воронежской, Пензенской, Рязанской областей), к северу до южных частей Московской и Тульской областей. **Обыкновенный балобан** был распространён к востоку от предыдущего подвида, начиная от бассейна Волги и Южного Урала, в казахских и южносибирских степях, на восток до Кулундинских и Минусинских степей. Северная граница ареала подвида проводилась на Волге в бассейне Сурьи и в Закамье у Чистополя, в Западной Сибири – у Тюмени и Красноярска, южная граница – в Казахстане в лесах Наурзум, Терсек, Сызын, далее – в восточноказахской складчатой стране и окраине Алтая, далее – у Ачинска и Минусинска. В Красноярской лесостепи и Минусинской котловине предполагалась интерградация с сибирским балобаном: добывая у гнёзд на скалах соколы относились к *saceroides*, а из гнезда на дереве близ деревни Дадоновки 26.05.1926 г. была добыта взрослая самка формы *cherrug*; сюда же относится, по-видимому, птица, наблюдавшаяся Котсом у гнезда на лиственнице у озера Сайбаш в Абаканской степи. **Сибирский (джунгарский) балобан** был распространён в Юго-Восточном Алтае, прилежащих частях центрального Алтая, на окраине западного Алтая, Сайлюгеме, в Саяне, Тарбагатайе, Северо-Западной Монголии и ответвлениях среднесибирских гор в бассейне Енисея, Танну-Туве, Минусинской и Абаканской степях, окрестности Красноярска (на р. Базаиха). В Танну-Туве подвид интерградировал с монгольским балобаном. **Туркестанский балобан** был распространён в горах Средней Азии от центрального и восточного Тянь-Шаня (достоверные местонахождения, впрочем, известны только к югу от Иссык-Куля, в системе Терсека, а также из Малого Юлдуза), Кара-Тау до Нура-Тая, горного Таджикистана, на юге – до Кугитанга, отрогов Памира и Копет-Дага. Вне границ СССР этот балобан гнездился в восточном Иране, к югу – до Сеистана, к западу – по-видимому, до Керман-шаха в Афганистане. По всей вероятности, к этому подвиду относились балобаны с Усть-Урта и Б. Балханов.

lake in the Abakan steppe may be referred to the same subspecies. **The Siberian (Jungar) Saker Falcon** range embraced South-Eastern Altai, adjacent parts of the Central Altai, outskirts of Western Altai, Sailugem, Sayan, Tarbagatai mountains, North-West Mongolia as well as ridges of the Middle Siberian mountains in the Yenisey river basin, Tannu-Tuva, Minusinsk, Abakan steppes, vicinities of Krasnoyarsk (Bazaikha river). The subspecies seemed to intergrade with the Mongolian Saker in the Tanny-Tuva. **The Turkestan Saker Falcon** was distributed in the mountains of the Middle Asia from central and east Tien-Shan (reliable findings were located only southwards from Issyk-Kul Lake, Terskey and Maly Yuldus mountains), Kara-Tau to Nura-Tau mountains, highlands of Tajikistan, to Kugitang, Pamir spurs and Kopet-Dag mountains in the south. Outside the borders of USSR the Turkestan Saker inhabited East Iran, southwards to Seistan, westwards obviously to Kerman-shah (Afghanistan). Most probably the Sakers from Ustyur and B.Balkhany can be referred to the subspecies too. **The Mongolian (Centralasian) Saker Falcon** was distributed in South Transbaikalia (Daurian steppe, probably northwards to Nerchinsk), in the East part of Mongolia, westwards to Khangai, southwards to Alaschan, eastern Nanshan, in Manchuria eastwards to Greater Khingan. Dementyev merged in this subspecies both *F. ch. milvipes* Jerdon, 1871 (synonym *F. ch. milvipes* Hartert, 1913) and *F. ch. progressus* Stegmann, 1925. **The Tibetan Saker Falcon** was distributed in the east part of Central Asia from Nanshan, Gansu and to Qinghai lake in the north across Tibet to the Himalayas (the nestling was extracted in May, 1875 on the border of Tibet and Sikkim); in east Turkestan (Yarkand, Altyn-Tag); Ladakh and apparently in Pamir considering the fact that the adult female was shot on August, 10, 1878 by Severtsov on the Alai ridge (the only specimen of this falcon from the USSR). Moreover, according to Dementyev (1951), the Altay gyrfalcon (*Falco gyrfalcon [rusticolus] altaicus*) lived in the high-mountainous belt of Altai and Sayan, in which the author united the Altay Falcon (*Falco [Hierofalco] altaicus*) and Lorentz's Falcon (*Falco [Hierofalco] lorenzi*), described by Menzbier (1916). The problem of the distinguishing of this species is being treated in the separate chapter (see below).

It is necessary to pay attention to certain conflicting data in the distribution of the Common and Turkestan Sakers in the Aral-



Тибетский балобан  
(*F. ch. hendersoni*).  
Фото Е. Потапова.

Tibetan Saker Falcon  
(*F. ch. hendersoni*).  
Photo by E. Potapov.

### Монгольский (центрально-ноазиатский) балобан

был распространён в южном Забайкалье (Даурская степь, вероятно на север до Нерчинска), в восточной части Монголии, на запад до Хангая, на юг до Алашана, восточного Нань-Шаня, в Маньчжурии на восток до Б. Хингана. В этом подвиде Г.П. Дементьев объединил *F. ch. milvipes* Jerdon, 1871 (синоним *F. ch. milvipes* Hartert, 1913) и *F. ch. progressus* Stegmann, 1925). **Тибетский балобан** был распространён в восточной части высокой Центральной Азии от Нань-

Шаня, Ганьсу и Куку-Нора на севере по Тибету до Гималаев (птенец добыт в мае 1875 г. на границе Тибета и Сиккима); в восточном Туркестане (Яркенд, Алтын-Tag); Ладахе и, по-видимому, на Памире, так как взрослая самка 10 августа 1878 г. добыта Северцовым на Алайском хребте (единственный экземпляр этого сокола из СССР). Также в высокогорном поясе Алтая и Саяна по Г.П. Дементьеву (1951) обитал **алтайский кречет** (*Falco gyrfalcon [rusticolus] altaicus*), в котором автор объединял алтайского сокола (*Falco [Hierofalco] altaicus*) и сокола Лоренци (*Falco [Hierofalco] lorenzi*), описанных М.А. Мензбириом (1916). Проблема выделения этого сокола подробно обсуждается в отдельной главе (см. ниже).

Следует обратить внимание на некую нестыковку в описании распространения обыкновенного и туркестанского подвидов балобана в Арабо-Каспийском регионе у Г.П. Дементьева (1951): в тексте он ограничивает ареал обыкновенного балобана на юге Наурзумом, в то время как на карте дотягивает его до Кара-Богаз-Гола, где в тексте предполагает обитание туркестанского балобана. Это вызвано явной нехваткой материалов из этого региона на тот период времени.

М.Н. Корелов (1962) в сводке по Казахстану обыкновенного балобана привёл для долины р. Урал и лесостепной зоны. Туркестанского балобана он вообще не включил в список подвидов, населяющих Казахстан. При этом, видя очевидность различий птиц с Устюрта и Мангышлака и обыкновенных балобанов, населяющих лесостепь Казахстана, а также туркестанских балобанов, населяющих горы

Caspian region at the book of Dementyev (1951). In the text he limits the Common Saker range with Naurzum in the south, while on the map he extends it to Kara-Bogas-Gol, where in the text he assumes the Turkestan Saker breeding. It seems to be caused by obvious shortage of data of surveys from this region for that time.

Korelov (1962) in his report regarding Kazakhstan noted the Common Saker in the Ural river valley and the forest-steppe zone and does not treat the Turkestan Saker as a breeding subspecies of Kazakhstan at all. However, considering the obvious difference of the birds from Ustyurt and Mangyshlak, Common Sakers, inhabiting the forest-steppes of Kazakhstan, and Turkestan Sakers, distributed in the mountains of Central Asia, he assumed the falcons, inhabiting Mangyshlak and Ustyurt, to be *F. ch. saceroides*, having stretched their range from Mangyshlak via uplands of the Central Kazakhstan, to Jilanchik, to the Irtysh river basin and Kalbinsky Altai, but he mentioned that it is impossible to be fully confident in referring the sakers to the subspecies. In his opinion mountain areas of East Kazakhstan from Tarbagatay to Kazgurt were inhabited by the Altai Saker *F. ch. altaicus*, characterized with both light and dark morphs.

Stepanyan (1990) in his "Synopsis..." notes 4 Saker subspecies for the USSR: *F. ch. cherrug*, *F. ch. milvipes*, *F. ch. coatsi*, *F. ch. hendersoni*. He has merged European and Common Sakers in one subspecies – Common Saker (*F. ch. cherrug*), however he has confused with the Siberian Saker. The subspecies earlier described as *Gennaja saceroides* Bianchi, 1907, and treated as the Jungar Saker by Sushkin (1938), and as the Siberian Saker by Dementyev (1951), has been merged by Stepanyan (1990) with the Tibetan Saker (*F. ch. hendersoni*), which range lies considerably further to the south of the Siberian Saker range, that has been described under this name by other authors. Since he has not commented the "destiny" of *F. ch. saceroides* encountered in the USSR, probably he has considered the most part of them as *F. ch. milvipes* while its area "has been stretched" on the range of *F. ch. saceroides*, outlined by Sushkin and Dementyev. And Stepanyan (1990) has confidently stretched the northern border of *coatsi* distribution to the Ustyurt plateau.

In 1995, one year before his death, Korelov, analyzing the collection of the Zoological museum of the Institute of Zoology (Almaty), concluded that Sakers, inhabiting a

Средней Азии, он предположил принадлежность соколов с Мангышлака и Устюрта к подвиду *F. ch. saceroides*, протянув его ареал от Мангышлака через нагорья Центрального Казахстана до Джиланчика, Прииртышья и Калбинского Алтая, но сделал remarque, что полной уверенности в отнесении этих соколов именно к этому подвиду нет. По его мнению, горные районы Восточного Казахстана, от Тарбагатая до Казгурта, населял алтайский балобан *F. ch. altaicus*, характеризующийся светлой и тёмной морфой.

Л.С. Степанян (1990) в «Конспекте...» для СССР приводит 4 подвида балобанов: *F. ch. cherrug*, *F. ch. milvipes*, *F. ch. coatsi*, *F. ch. hendersoni*. Он объединил европейского и обыкновенного балобанов в один подвид – обыкновенный балобан (*F. ch. cherrug*), однако вносит путаницу с сибирским балобаном. Подвид, ранее описанный как *Gennaja saceroides* Bianchi, 1907, у П.П. Сушкина (1938) называющийся джунгарский балобан, а у Г.П. Дементьева (1951) – сибирский, объединён Л.С. Степаняном (1990) с тибетским балобаном (*F. ch. hendersoni*), ареал которого лежит значительно южнее ареала сибирского балобана, описывавшегося под этим именем другими исследователями. Поскольку в сводке не говорится о «судьбе» наблюдений *F. ch. saceroides* в СССР, можно предположить, что их большая часть отнесена автором к *F. ch. milvipes*, так как его ареал «растянут» именно на гнездовую область *F. ch. saceroides*, очерченную П.П. Сушкиным и Г.П. Дементьевым. Северную границу распространения *coatsi* Л.С. Степанян (1990) уже уверенно дотягивает до Устюрта.

В 1995 г. М.Н. Корелов, за год до своей смерти, анализируя коллекцию Зоологического музея Института зоологии, пришёл к выводу о подвидовой самостоятельности балобанов, обитающих между Каспийским и Аральским морями и переопределил их как *F. ch. aralocaspicus*, первоначально описанных О. Кляйншмидтом (Kleinschmidt, 1939). К сожалению, опубликовать свои доводы он так и не успел. Но сам О. Кляйншмидт аралокаспийский подвид позиционировал как подвид группы западных балобанов, а позже и вовсе свёл в синоним обыкновенного балобана, обитающего к востоку от Волги. Это недоразумение не было учтено, и балобан, обитающий на Мангышлаке и Устюрте, как *F. ch. aralocaspicus*, на основании переопределения М.Н. Корелова, был включён

territory between Caspian and Aral seas, had been a separate subspecies *F. ch. aralocaspicus*, originally described by Kleinschmidt (1939). Unfortunately, he did not manage to publish his conclusions before his death. But later Kleinschmidt himself treated the *aralocaspicus* subspecies as a synonym to the Common Saker, which was distributed to the east from Volga. This misunderstanding has not been considered in the report on birds of Kazakhstan of E. Gavrilov (1999), and the saker, inhabiting Mangyshlak and Ustyurt, was included as *F. ch. aralocaspicus* on the base of Korelov's redefinition. Later it was repeated in the book of E. Gavrilov and A. Gavrilov (Gavrilov, Gavrilov, 2005).

Following Vaurie (1965) Koblik with co-authors (2006) has merged all sakers, distributed in Russia, in two subspecies: *F. ch. cherrug* and *F. ch. milvipes*. The range of the first covers the European part of Russia and the south of Western Siberia, to the east, approximately, to Krasnoyarsk, the range of the second – Altai, Sayan mountains and Transbaikalia.

Pfeffer (2009) in his paper on geographical variability of Sakers has offered to divide the species into 8 subspecies: Common Saker, Anatolian Saker (undescribed subspecies), Chink Saker (undescribed subspecies), Turkestan Saker, Centralasian Saker, Mongolian Saker (*F. ch. progressus* Stegmann, 1925), Altai Saker and Tibetan Saker. The author has not ignored the Siberian Saker, but suggested to refer it to the hybrid race being originated in the zone of intergradation of the Common and Centralasian Sakers. It should be noted that Pfeffer (2009) was the first to pay attention that Common Sakers breed in the narrow belt of forest-steppe zone stretched throughout the north of the species range to the northeast of Mongolia, while the Eastern Sakers are distributed from Europe (Turkey) through the zone of deserts and semi-deserts and southern mountains to the east of Mongolia inclusively, being actually along to the range of the Common Saker. The zone of intergradation between Common (Western) Saker and the group of Eastern Sakers (*milvipes* and *progressus*) extends from the Altai-Sayan mountains in the west to Transbaikalia in the east. And on the most part of their ranges the Common Saker and Eastern Sakers do not intergrade, only a narrow zone of hybridization develops in the Central Asia, where their ranges overlap, like Hooded and Carrion Crows (*Corvus cornix*, *C. corone*) and Long-Legged and Upland Buzzards (*Buteo rufinus*,



Чинковый балобан  
(*F. ch. aralocaspicus*).  
Фото А. Коваленко.

*Chink Saker Falcon*  
(*F. ch. aralocaspicus*).  
Photo by A. Kovalenko.

в сводку по птицам Казахстана Э.И. Гавриловым (1999). Позже это было продублировано в следующем, уже англоязычном издании Э.И. и А.Э. Гавриловых (Gavrilov, Gavrilov, 2005).

Е.А. Коблик с соавторами (2006) свели всех балобанов, населяющих Россию, в два подвида, в соответствии с принятой Ч. Вори (Vaurie, 1965) систематикой этого вида: *F. ch. cherrug* и *F. ch.*

*milvipes*. Ареал первого охватывает Европейскую часть России и юг Западной Сибири, к востоку, примерно, до Красноярска, ареал второго – Алтай, Саяны и Забайкалье.

Р. Пфеффер (2009) в своей работе по географической изменчивости балобанов предложил разделение этого вида на 8 подвидов: **обыкновенный балобан, анатолийский балобан** (неописанный подвид), **чинковый балобан** (неописанный подвид), **туркестанский балобан, центральноазиатский балобан, монгольский балобан** (*F. ch. progressus* Stegmann, 1925), **алтайский балобан и тибетский балобан**. Сибирского балобана автор также не обошёл вниманием, но предложил отнести его к гибридной расе, сформировавшейся на стыке ареалов обыкновенного и центральноазиатского балобанов. Следует отметить, что Р. Пфеффер (2009) первым обратил внимание на то, что обыкновенный балобан гнездится в зоне лесостепи достаточно узкой полосой, протянувшейся через весь север ареала вида, фактически до северо-востока Монголии, а линия восточных балобанов, у которых намечается поперечный рисунок верха тела, прогрессирующий по мере продвижения на восток, начинается фактически в Европе (Турция) и идёт параллельно ареалу обыкновенного балобана по зоне пустынь и полупустынь и южным горным системам до востока Монголии включительно. А от Алтая–Саянского горного узла на западе до Забайкалья на востоке лежит зона интерградации между обыкновенным (западным) балобаном и группой восточных балобанов (*milvipes* и *progressus*). Причём, на большей части ареала обыкновенный балобан и восточные балобаны практически не смешиваются, лишь в центральноазиатской зоне контакта их ареалов формируя узкую зону гибридизации,

*B. hemilasius*) in the zones of overlapping of their ranges.

The treating of the Anatolian Saker as a separate subspecies seems to be valid, due to the fact that this Saker breeds in Turkey in isolation from breeding grounds of other subspecies. However its status remains uncertain for the long time, and opinions on its specific independence is still disputable. In the last report on raptors of the world the entire Turkish part of the Saker distribution is treated as *F. ch. cherrug* (Ferguson-Lees, Christie, 2001), however on the basis of the analysis of the birds living in Anatoly, the assumption of this area being inhabited with Eastern Sakers was put forward (*F. ch. milvipes*) (Roselaar, 1995 on: Kirwan et al., 2008).

After extensive surveys of Sakers, carried out in the territory of Ustyurt and Mangyshlak, it became obvious that the Sakers, inhabiting the Aral-Caspian region, should be treated as a separate subspecies. As a result, the article about the Chink Saker, that had been named as *F. ch. aralocaspicus*, was published in 2010 (Pfeffer, Karjakin, 2010).

At the modern period some researchers, relying on striking phenotypical difference between birds, have suggested the possibility of subspecific independence of some races, particularly Mongolian (*F. ch. progressus* Stegmann) and Turkestan (*F. ch. coatsi* Dementiev, 1945) Sakers (del Hoyo et al., 1994).

The latest large-scale review of Saker phenotypes was conducted by Eastham et al., (2002). Unfortunately, this review has not declared anything new, having confirmed the ideas of Kleinschmidt (1901), which had been later repeated by Dementev (1951), about that “the general scheme of geographical variability of Sakers is reduced to gradual and “progressive” displaying in plumage of upperbody of cross pale pattern and gray shades, gaining by adult birds blackish (instead of brownish) pattern of underbody, displaying the cross pattern of feathers of trousers, flanks and undertail coverts. All these features are gradually displayed in a direction from the West to the East, and Sakers, which inhabit the extreme east are similar to northern Gyrfalcons in many characters. In the West age-specific dimorphism (difference in colouring of juvenile and adult plumages) is insignificant, while in the east it is quite considerable (as at northern Gyrfalcons)”.

Nittinger and her co-authors (Nittinger et al., 2007) has brought up the discussion on the essentially new level of genetic re-

подобно серой и чёрной воронам (*Corvus cornix*, *C. corone*) и обыкновенному и мохноногому курганникам (*Buteo rufinus*, *B. hemilasius*) в зонах их контакта.

Выделение анатолийского балобана в качестве самостоятельного подвида, вероятно, оправдано, так как балобан в Турции гнездится изолировано от ареала других подвидов, его статус остаётся длительное время неопределенным, а мнения об отнесении его к тому или иному подвиду – спорными. В последней сводке по хищникам мира весь турецкий ареал обитания балобана отнесен к *F. ch. cherrug* (Ferguson-Lees, Christie, 2001), однако, на основании анализа птиц, обитающих в Анатолии, было выдвинуто предположение, что этот регион населён восточным балобаном (*F. ch. milvipes*) (Roselaar, 1995 по: Kirwan et al., 2008).

Необходимость выделения в самостоятельный подвид балобанов, населяющих Арало-Каспийский регион, стала очевидной после проведения масштабных работ по его изучению на Устюрте и Мангышлаке. В результате в 2010 г. вышла статья с описанием чинкового балобана, которому присвоено укоренившееся за ним научное название *F. ch. aralocaspicus* (Пффеффер, Калякин, 2010).

Среди специалистов по балобану на постсоветском пространстве по-прежнему сохраняется приверженность систематике Г.П. Дементьева (1951), в то время как на западе специалисты склонны делить балобанов на западных и восточных, как было предложено Ч. Вори (Vaurie, 1961; 1965). Несмотря на это, попытки разобраться в правомочности выделения двух или нескольких подвидов в ареале балобана возникают регулярно.

Уже в современный период некоторые исследователи, базируясь на разительной фенотипической разнице птиц, высказывали возможность подвидовой самостоятельности ряда форм, в частности монгольского (*F. ch. progressus* Stegmann, 1925) и туркестанского (*F. ch. coatsi* Dementiev, 1945) балобанов (del Hoyo et al., 1994).

Наиболее позднее крупномасштабное исследование фенотипов балобанов было проведено К. Истамом с соавторами (Eastham et al., 2002). Исследование по окраске оперения соколов базировалось на анализе 45 экз., происходящих из 18 выделенных авторами районов обитания балобана, и показало, что «большая часть изменений в размерах и характере окраски оперения балобанов может быть описана

search. However the genetic analysis has shown that the Saker and other species of subgenus Hierofalco are not genetically differentiated clearly and they are assumed being an evolutionary young group. Besides, "A" and "B" haplotypes are discovered in the genotypes of the Saker populations, while "A" haplotype (that of Eastern Sakers) are not presented in genotypes of the most part of Sakers from the Common Saker range. This fact gives the grounds for genetic differentiation of this subspecies from other group of species *Hierofalco*.

Results of the latest study of genetics of Sakers have shown that one of the Chinese populations of the species differs genetically from the others (possibly Tibetan). At the same time gene MNC has shown the clinal variability in the Saker range from the east to the west. Also it has been noticed that the European Saker populations are much less genetically differentiated than Asian ones that does the population division in this part of the range problematic (Zhan et al., 2010).

## Methods

The historical range of the Saker has been reconstructed with the help of published data. More than 100 publications have been analyzed. The records of the Sakers during the breeding season have been mapped out within GIS-software (ArcView GIS 3x ESRI), on the base of which the species range has been outlined.

During the surveys of the Saker the author had been visiting vast territory within the species range from Caucasus and Volga river basin in the west to Primorye in the east. All facts of registration were documented in the GIS database. During the twelve-years period of surveys 1322 breeding territories had been mapped out.

The part of information collected has been already published: Karyakin, 1998; 2004a; 2004b; 2010; Karyakin, Nikolenko, 2008; Karyakin et al., 2005b, 2005c; 2010a; 2010b.

Basing on records of Sakers during the breeding season the modern distribution of the species has been defined more exactly. For distinguishing the populations the maps of density (Silverman, 1986) on centroids of potential breeding territories inside the optimal habitats outlined on the territories, which the species was known to breed, have been created.

Population numbers of Sakers in Kazakhstan and Russia has been calculated on

как постепенный градиент признаков между мелкими однотонно окрашенными в коричневый цвет балобанами из западных регионов к крупным поперечно-полосатым красновато-коричневым, тёмно-коричневым и серым балобанам из восточных регионов». В целом исследование не принесло ничего нового, лишь подтвердив видение ситуации, изложенное ещё О. Кляйншилдтом (1901), а позже повторённое Г.П. Дементьевым (1951): «Общая схема географической изменчивости у балобанов сводится к постепенному и прогрессивному развитию в оперении верхней стороны тела поперечного светлого рисунка и сизых тонов (в особенности в надхвостье и на рулевых), в приобретении взрослыми птицами черноватого (а не буроватого) рисунка низа, в развитии поперечного рисунка на перьях голени, боков, подхвостья. Все эти признаки постепенно (в географическом отношении) проявляются в направлении с запада на восток, и обитающие на крайнем востоке балобаны в ряде отношений сходны с северными кречетами. Наоборот, западная группа примитивна, без поперечного рисунка и сизых тонов. К тому же на западе возрастной диморфизм (различие в окраске гнездового и взрослого нарядов) невелик, а на востоке – значителен (как у северных кречетов).»

В 2007 г. была опубликована работа Ф. Ниттингер с соавторами (Nuttinger et al., 2007), которая вынесла дискуссию на принципиально новый уровень генетических исследований. Однако генетический анализ показал, что балобан и другие представители подрода *Hierofalco* генетически ясно не дифференцированы; допускается, что они являются эволюционно молодой группой. В то же время в популяциях балобана выявлены гаплотипы групп «А» и «В», и на большей части ареала обыкновенного балобана гаплотипы группы «А» (восточных балобанов) не обнаружены, что даёт основание для генетической диф-

the basis of data obtained during the author's surveys and information from a database of the Bird Conservation Union of Kazakhstan (supervised by A.S. Levin) concerning Kazakhstan.

The species number in Mongolia has been defined on the basis of the author's surveys and the information published before (Shijirma et al., 1998; Shagdarsuren et al., 2000; Al Bowardi et al., 2003; Gombobaatar, etc., 2007). The species number in China has been defined on the basis of data obtained during the field studies carried out by E. Potapov and Ma Ming, some of which have been published earlier (Potapov, Ma, 2004). The European population numbers are from already published papers (Ragyov et al., 2009).

Whenever possible each encountered adult bird as well as fledgling was photographed and/or recorded on video for its further detailed description.

As a result descriptions of 820 adults and 936 young birds on 607 nesting sites (fig. 1) have been collected throughout the range.

Additionally descriptions of 48 nesting birds and 80 chicks on 39 nesting sites made by colleagues have been verified within GIS-software.

Also descriptions of 24 specimens of adult sakers stored in zoological museums of the Moscow State University, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences (St.-Petersburg, Russia) and Institute of Zoology of Committee of the Science of the Ministry of Education and Science (Almaty, Kazakhstan) were input into the GIS-database.

As a result descriptions of 892 adults and 1016 young birds (fig. 1) have been accumulated in the database.

Analyzing the colour patterns of adult Saker plumages the characters of colouring and pattern of the upperbody and underbody, pattern of head, back, breast, belly, flanks, trousers and tail have been recognized as indicators.

For defining the phenotypes the general scheme of variations of patterns, which allows to code the pattern of each individual with use of code sting, is as follows:

1. Variations of pale pattern of upperbody (without wings and tail):

- 1.1. Upperbody is colored uniformly without any pale markings

- 1.2. Rump with some pale bars.

- 1.3. Rump and back with some pale bars.

- 1.4. Bars on the rump are merged in the clear transversal stripes, but back with only some pale bars.

Взрослый (слева) и молодой (справа) монгольские балобаны (*F. ch. progressus*).  
Фото И. Калякина.

Adult (left) and juvenile (right) Mongolian Saker Falcons (*F. ch. progressus*).

Photo by I. Karyakin.



ференциации этого подвида от остальной группы представителей *Hierofalco*.

Результаты самой недавней работы по генетике балобанов показали, что одна из китайских популяций этого вида генетически отличается от остальных (вероятно, тибетская). В то же время один ген (ген МНС) показал клинальную изменчивость в ареале балобана с востока на запад. Также было отмечено, что европейские популяции балобана генетически существенно менее дифференцированы, чем азиатские, что делает популяционное деление в этой части ареала проблематичным (Zhan et al., 2010).

Далее в своём анализе распространения фенотипически чистых или смешанных популяций мы будем неоднократно возвращаться к этому обзору, подтверждая или опровергая некоторые его суждения.

### **Методы исследований**

Исторический ареал балобана восстановлен по литературным источникам. Проанализировано более 100 публикаций. Точки описания встреч соколов в гнездовой период привязаны в ArcView GIS 3x ESRI (далее ГИС), на основании чего построен контур ареала.

В ходе целевых проектов по изучению балобана автором в 1999–2010 гг. посещалась обширная территория в пределах ареала балобана, от Кавказа и бассейна Волги – на западе до Приморья – на востоке. Для этого в пределах зоны возможного гнездования соколов через потенциальные их местообитания закладывались маршруты, на которых осуществлялся поиск птиц. В местах регистрации соколов закладывались площадки по их учёту. Все регистрации соколов вносились в базу данных ГИС. За 12-летний период исследований закартировано 1322 гнездовых участков балобанов.

Часть накопленного материала по распространению балобана опубликована ранее: Карякин, 1998; 2004а; 2004б; 2010; Карякин, Николенко, 2008; Карякин и др., 2005б, 2005с; 2010а; 2010б.

На основании встреч соколов в гнездовой период очерчен контур современного гнездового ареала. Для выделения популяций построены карты плотностей (Silverman, 1986) по центроидам потенциальных гнездовых участков внутри контура оптимальных местообитаний на территориях с установленным гнездованием вида. Численность балобана в очагах обитания в Казахстане и России рассчитана исходя из данных полевых исследований

1.5. Rump and back are striped.

2. Colouring of crown:

2.1. Dark.

2.2. Rufous.

2.3. Ochre.

2.4. White.

3. Mustache:

3.1. No.

3.2. Pale.

3.3. Dark and narrow.

3.4. Dark and wide.

4. Colouring of upperbody:

4.1. Brown.

4.2. Dark-brown, almost black.

4.3. Reddish-brown or rufous.

4.4. Light-brown or clay.

4.5. Ochre-gray or gray.

5. Presence and intensity of a bluish-gray shade and degree of its distribution:

5.1. Total absence.

5.2. Hardly noticed on a rump.

5.3. Well expressed on a rump and appears on a mantle.

5.4. Well expressed on a rump and a mantle as well

6. Coloring of breast and belly:

6.1. Dark as a result of markings merged.

6.2. White or pale with longitudinal arrow-shaped brown markings.

6.3. White or pale with longitudinal arrow-shaped ochre markings.

6.4. White or pale with roundish or tear-shaped markings.

6.5. Entirely white or pale.

7. Dark pattern of underbody:

7.1. Longitudinal markings on flanks and trousers.

7.2. Separate heart-shaped markings on flanks and trousers.

7.3. Numerous heart-shaped markings on flanks and trousers, that may partially merge to form distinct bars across the bird.

7.4. Distinct bars on flanks and trousers.

7.5. Distinct bars on flanks, trousers and undetail coverts.

7.6. Pattern is absent.

8. Pale pattern of tail:

8.1. Pattern is absent.

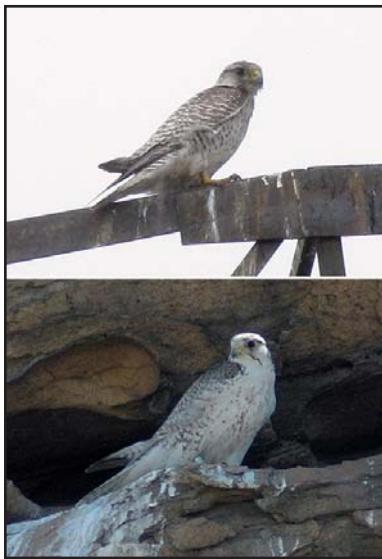
8.2. The central rectrices are uniformly coloured, lateral rectrices are with pale roundish spots.

8.3. Lateral rectrices are with pale bars, central feathers are with roundish pale spots.

8.4. All feathers are barred.

Convex polygons and density maps (kernel method) within GIS have been created for each character of plumage.

Borders of convex polygons were drawn



Серая фаза окраски монгольского балобана. Фото И. Калякина.  
Grey morph of the Mongolian Saker Falcons.  
Photos by I. Karyakin.

автора с привлечением информации по Казахстану из базы данных Союза охраны птиц Казахстана, ведущейся А.С. Левиным. Численность в Монголии определена на основании полевых исследований автора с привлечением ранее опубликованной информации (Shijirma et al., 1998; Shagdarsuren et al., 2000; Al Bowardi et al., 2003; Гомбобаатар и др., 2007). Численность в Китае определена исходя из материалов полевых исследований, собранных Е.Р. Потаповым и Ма Мингом, часть из которых была опубликована ранее (Potapov, Ma, 2004). Численность европейских популяций приводится по опубликованным источникам (Ragyov et al., 2009).

По возможности каждую наблюдавшуюся взрослую птицу фотографировали и/или снимали на видео для дальнейшего её детального описания. Аналогичным образом поступали и с оперёнными птенцами и слётками. В итоге автором в пределах ареала вида собрана коллекция описаний 820 взрослых и 936 молодых птиц на 607 гнездовых участках (рис. 1). В дополнение к этому привязаны в ГИС описания гнездящихся птиц и их потомства, сделанные коллегами – 48 взрослых птиц и 80 молодых на 39 гнездовых участках.

Автором занесены в ГИС описания 24 тушек взрослых балобанов, хранящихся в коллекциях зоологических музеев Московского госуниверситета (Москва, Россия), Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, Россия) и Института зоологии Комитета науки Министерства образования и науки (Алматы, Казахстан).

В итоге в базе данных аккумулированы описания 892 взрослых и 1016 молодых птиц (рис. 1).

Из признаков окраски и рисунка оперения взрослых птиц ключевыми для анализа выбраны общая окраска верха и низа тела, характер рисунка головы, спины, груди, брюха, боков, «штанов» и хвоста.

В качестве базовой схемы вариации признаков при выделении фенотипов была выбрана следующая схема, позволяющая закодировать рисунок каждой особи при помощи цепочки обозначений (code sting):

1. Структура и расположение поперечного светлого рисунка на спине:

1.1. Полное отсутствие.

between the nearest points of registration of the character at a pair of individuals on the breeding territory, if only this territory adjoined to two others at which this character was presented as well.

If only one bird in the pair was characterized by the character or there were no similar adjusting pair the points of registration remained outside of polygon.

Then the borders of polygons were generalized with frequency of knots 1 point per 100 km and cut off according to the Saker range.

While building maps of density the search radius of the points was chosen according to the average distance between points with a corresponding character.

Consequently maps of density were intersected and cut off according to the species range to allocate the zones of intergradation of characters and to compare with ranges of the distinguished subspecies.

As a result of the above described operations the codes of aggregate of characters with a share of participation of every one have been obtained for each polygon and population core.

## Results

### Distribution and population numbers

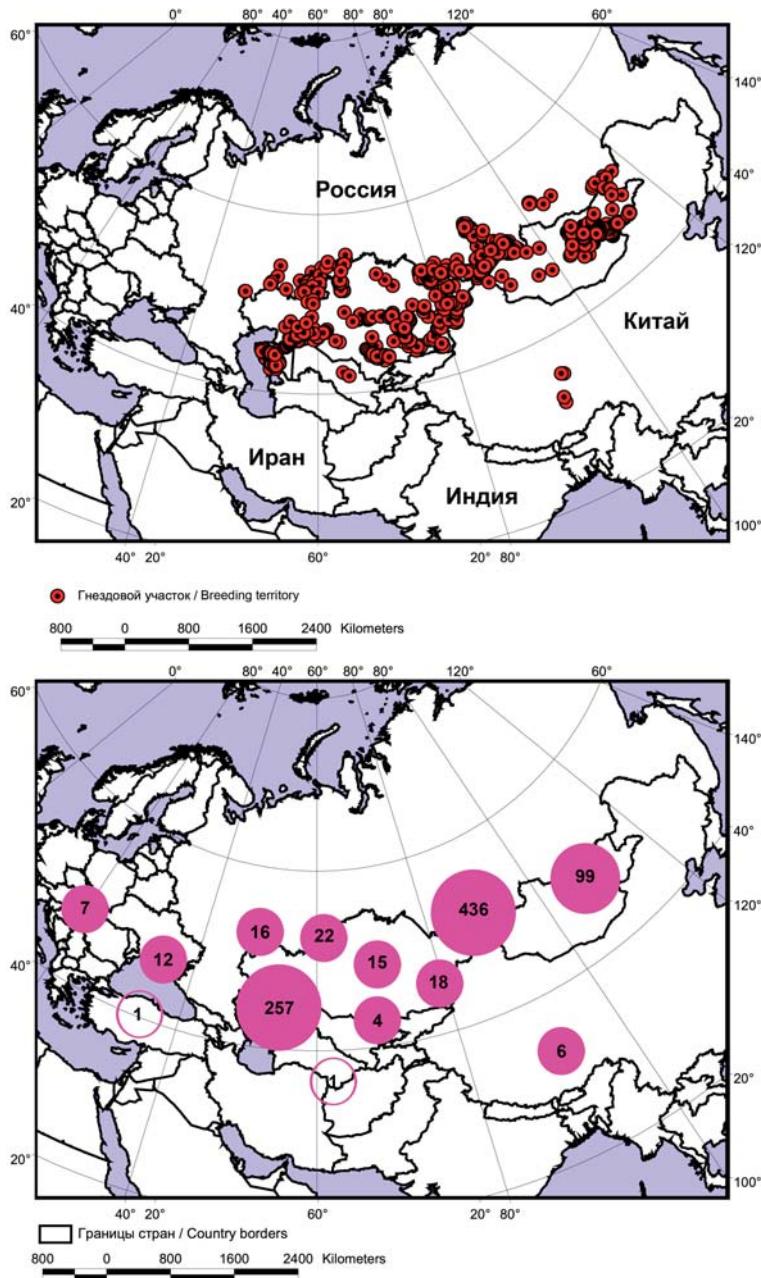
About 50 years ago, the breeding range of the Saker Falcon encompassed the extensive territory in arid zones of Eurasia: from Germany in the west to Northern Korea in the east, stretching to the north up to N 57° and to the south up to N 30° (fig. 2). The area of the breeding range was about 13,200,000 km<sup>2</sup>.

Since 1960-s, the negative trend of population numbers has been noted in the Europe, and since 1980-s the period of intensive trapping of the Saker has begun. As a result the area of its range has decreased almost 2 times – down to 6,900,000 km<sup>2</sup>, and the rage has split up to separate isolated populations in Europe and begun to be fragmented in Asia. (fig. 3).

Now the most part of the world population of the Saker is located in four main regions of Asia – the Usuyrt plateau and Magyshlak peninsula in Western Kazakhstan (Karyakin, 2004b; Karyakin et al., 2005c; Levin, 2008; Pfeffer, Karyakin, 2010), the Altai-Sayan region, mostly in the territory of Russia and Mongolia (Karyakin et al., 2010b), Central Mongolia (Al Bowardi, 2003; Dixon, 2009) and Tibet (Potapov, Ma, 2004).

The analysis of density of potential breeding territories of the Saker Falcon in the opti-

- 1.2. Присутствие на пояснице в виде отдельных светлых поперечных пятен.
  - 1.3. Присутствие на всей спине в виде отдельных светлых поперечных пятен.
  - 1.4. Присутствие на пояснице в виде чётких поперечных полос и на спине в виде отдельных светлых пятен.
  - 1.5. Присутствие на всей спине в виде чётких поперечных полос.
2. Окраска темени:



**Рис. 1.** Гнездовые участки балобанов (*Falco cherrug*), на которых описан фенотип взрослых и молодых птиц в ходе полевых исследований (вверху) и распределение взрослых птиц с описанным фенотипом по регионам, с привлечением публикаций и коллекционных экземпляров (внизу).

**Fig. 1.** Breeding territories of the Saker Falcons (*Falco cherrug*), in which phenotypes of adult and young birds were described during surveys (upper) and distribution of adult birds with described phenotypes in different regions, including published data and collected specimens (bottom).

mal breeding habitats confirms the sentence mentioned above once again, showing four main population cores of the species (fig. 4): 1 – the Altai-Sayan mountain region, mountains of North-Eastern Kazakhstan and North-Western China to the south up to the Tarbagatay mountains inclusive, 2 – Central and Eastern Mongolia, 3 – Aral-Caspian region, 4 – Eastern Tibet.

About 6975 pairs are estimated to breed only in the main population cores, 8.6% of them inhabit Europe. However in Asia, the Saker also breeds outside the distinguished population cores, that is noted in the many published data (Moshkin, 2010). Considering this fact, about 10,000–15,000 pairs can be projected to breed in the world (Moshkin, 2010; Dixon, 2009), and only 4–6% of them are the European population.

#### Population and subspecies structure of the species range

Until recently the images of birds, taken during the field surveys, were not used at the analysis of distribution of different phenotypes and subspecies of the Saker. The last of published studies of Saker phenotypes also has been based on the analysis of collected specimens (Eastham et al., 2002). The analysis of specimens allows to conclude about phenotypes occurring in the population, but does not give any information about phenotypes predominating in it. That is why we use the specimens collected in this paper only to determine the birds with odd colour patterns, recorded locally, or to cover evident “gaps” in observations owing to the Saker extinction in some parts of its range in the modern period or absence of data of surveys.

Firstly, we consider the European model of the Saker subspecies dividing, basing on the nomenclature of Vaurie (1961; 1965). We are analyzing only 2 main characters, distinguishing Western and Eastern Sakers:

1. Colour and pattern of upperparts:
    - 1.1. The colour is uniformly brown with various shades without any markings.
    - 1.2. The colour may be different with pale markings.
  2. Pattern of flanks and trousers:
    - 2.1. Longitudinal brown markings merged in stripes.
    - 2.2. Markings of various colours merged in distinct transverse bars.
- Thus, it is very simply to code phenotypes of individuals in a database. The codes, determining the subspecies, are as follows:
- Western Saker (*F. ch. cherrug*): 1.1+2.1.

- 2.1. Тёмная.  
 2.2. Рыжая.  
 2.3. Охристая.  
 2.4. Белая.  
 3. Ус:  
 3.1. Отсутствует.  
 3.2. Бледный.  
 3.3. Яркий, но узкий.  
 3.4. Яркий и широкий.  
 4. Общая окраска спины:  
 4.1. Коричневая.  
 4.2. Тёмно-бурая, практически чёрная.  
 4.3. Красновато-бурая или рыжая.  
 4.4. Светло-коричневая или глинистая.  
 4.5. Охристо-серая или серая.  
 5. Наличие и интенсивность сизого оттенка и степень его распространения:  
 5.1. Полное отсутствие.  
 5.2. Едва намечается на пояснице.  
 5.3. Хорошо выражен на пояснице и появляется на мантии.  
 5.4. Хорошо выражен на пояснице и мантии.  
 6. Окраска груди:  
 6.1. Тёмная за счёт сливающихся пятен.  
 6.2. Светлая с чёткими продольными коричневыми пятнами.  
 6.3. Светлая с чёткими продольными охристыми пятнами.  
 6.4. Светлая с чёткими округлыми или каплевидными пестринами.  
 6.5. Светлая без пятен.  
 7. Характер тёмного рисунка низа:  
 7.1. Продольные пятна на боках и штанах.  
 7.2. Отдельные треугольные пятна на боках и штанах.  
 7.3. Сплошные треугольные пятна на боках и штанах, переходящие частично в поперечный рисунок.  
 7.4. Поперечный рисунок на боках и штанах.  
 7.5. Поперечный рисунок на боках, штанах и подхвостье.  
 7.6. Рисунок отсутствует.  
 8. Характер светлого рисунка хвоста:  
 8.1. Отсутствует.  
 8.2. Центральные рулевые однотонные, светлый рисунок появляется в виде округлых пятен на крайних рулевых.  
 8.3. Светлый рисунок на крайних рулевых приобретает вид полос, на центральных рулевых в виде округлых пятен.  
 8.4. Светлый рисунок в виде чётких полос на всех рулевых.
- По каждому признаку в ГИС построены конвексные полигоны и карты плотности (методом Kernel).
- Границы конвексных полигонов прово-

Eastern Saker (*F. ch. milvipes*): 1.2+2.2.

We use the species range at the period of 1970-s in the GIS-analysis, because the specimens, involved in the analysis, were collected in the territories, where the species has vanished now. According to results of the analysis all records of Western and Eastern Sakers are quite differentiated in the space from Western Europe to Altai (fig. 5, table 1), but from Altai to Dauria, the zone of overlapping the records of Western and Eastern Sakers is about 1,000,000 km<sup>2</sup>, comprising 11% of the area of the Eastern Saker former range and 23% of the area of the Western Saker former range.

A total of 14.01% of individuals are recognized as Western Sakers (table 1), and 85.99% – as Eastern ones. 68% of records of Sakers with native western phenotype (85 individuals) are localized in the zone, inhabited by the Western Saker only, 28.8% (36 ind. from 125) is in the zone of overlapping of Western and Eastern Saker ranges. And 40.81% of birds with native eastern phenotype (313 ind.) are registered in the zone, inhabited by the Eastern Saker only, whereas 448 eastern birds of 767 (58.41%) is noted in the zone of overlapping of Western and Eastern Saker ranges.

A total of 4 Western Sakers (3.2%) of 125 were registered in the range of Eastern Saker (apart the population cores of Western Sakers with native phenotypes). Birds were encountered in 2 breeding territories in North-Western Mongolia and South-Eastern Kazakhstan (Karatau mountains). And 6 Eastern Sakers of 767 (0.78%) were recorded in the range of Western Sakers – all birds were in mixed pairs with Western Sakers. The percentage of Eastern Sakers among Western ones is 10.91% ( $n=55$ ) for the forest-steppe zone of the Volga region, Western Siberia and Northern Kazakhstan.

The analysis has shown the latitudinal distribution of Western and Eastern Sakers (fig. 5): virtually their ranges are almost parallel each other without the zone of overlapping over 4,000 km. Thus, it would be more correct to name Western Sakers as Northern and Eastern ones – as Southern.

The zone of intergradation between Western and Eastern Sakers is developed from Altai to the east, with complete gradient of transitional characters in plumage from the native Western Saker to the most progressive plumage of Eastern Saker, while the occurrence of Western Sakers with native phenotypes is decreasing eastward and occasional in Transbaikalia. At once the

дились между ближайшими точками регистрации признака у пары особей на гнездовом участке в случае если этот участок соседствовал с двумя другими, у которых в парах этот признак также присутствовал. Если признак встречался у особи в паре с партнёром с иным признаком либо пара партнёров с одинаковым признаком не соседствовала с аналогичной парой, точки оставались за пределами полигона. Далее границы полигонов были генерализованы с частотой узлов 1 точка/100 км и обрезаны по контуру ареала балобана.

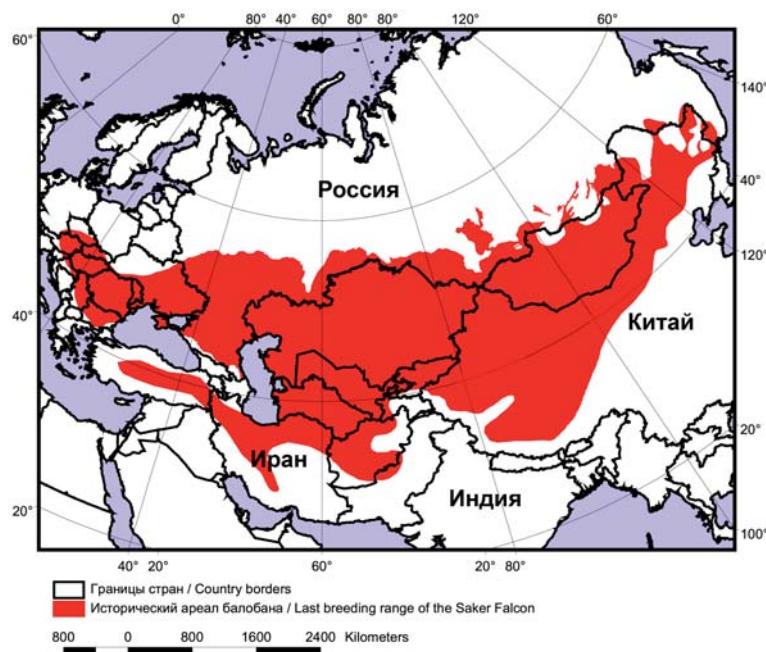
При построении карт плотностей зона поиска точек выбиралась в соответствии со средней дистанцией между точками с соответствующим признаком. Далее карты плотностей пересечены друг с другом и обрезаны по контуру ареала балобана для выделения зон интерградации признаков и сопоставления их с ареалами выделенных подвидов.

Для каждого полигона и очага плотности в результате вышеописанных операций получены коды совокупности признаков с долей участия каждого.

Точки встреч птиц с набором типичных признаков того или иного фенотипа, оставшиеся за пределами очагов плотности этих фенотипов, рассматривались как случаи эмиграции птиц за пределы области основного обитания (см. ниже).

**Рис. 2.** Реконструкция гнездового ареала балобана на период 70-х гг. XX столетия.

**Fig. 2.** A reconstruction of the breeding range of the Saker Falcon restored at 1970-s.



purity of phenotype in the western part of the Western Saker distribution is more than 90% (89.09% – within the range from Volga to Altai).

If the more detailed division of Sakers, basing on the colour patterns of their upperbody, and splitting this character into three (fig. 6) – “upperbody is uniformly dark” (1.1), “upperbody is with pale markings but without distinct bars” (1.2) и “upperbody is with pale bars” (1.3), is used in the analysis, three main areas of the character registrations will be generated, with the zone of overlapping of all three characters, being only in Central Asia (fig. 7).

Thus, adding any character to the GIS-analysis, fragmentation of the area of character distributions is increasing certainly, however at the some stage the range splitting is stopped for the reason of the map of kernel density estimations for points of registrations being impossible to create.

Spatial analysis on 8 groups of characters shows the range divided into 5 clusters. Individuals of one of 5 phenotypes, differing from each other in a complex of related characters (see codes of phenotypes below), predominate in every cluster. These 5 phenotypes correspond with descriptions of subspecies holotypes: *cherrug*, *aralocaspicus*, *milvipes*, *progressus*, *hendersoni* (fig. 8). In 3 clusters, individuals are splitting up into 2 subphenotypes, differing in slight variations of unimportant characters, such as the mustache, bars on the tail etc. However, a subdominant phenotype is usually mixed with a dominant one, and phenotype of the Common Saker only is divided into two subphenotypes distinguished spatially, which are distributed in western and eastern parts of the range.

#### Codes of phenotypes:

Common Saker (*F. ch. cherrug*):

1.1+2.3+3.3+4.1+5.2+6.2+7.1+8.2 (western) and 1.1+2.4+3.2+4.4+5.1+6.3+7.1+8.2 (eastern).

Chink Saker (*F. ch. aralocaspicus*):

1.2+2.3+3.2+4.4+5.1+6.4+7.2+8.3 and 1.3+2.4+3.1+4.4+5.1+6.4+7.2+8.4.

Centralasian Saker (*F. ch. milvipes*):

1.4+2.3+3.3+4.1+5.3+6.4+7.3+8.4 and 1.4+2.3+3.3+4.4+5.3+6.5+7.3+8.4.

Mongolian Saker (*F. ch. progressus*):

1.5+2.4+3.2+4.5+5.4+6.5+7.4+8.4.

Tibetan Saker (*F. ch. hendersoni*):

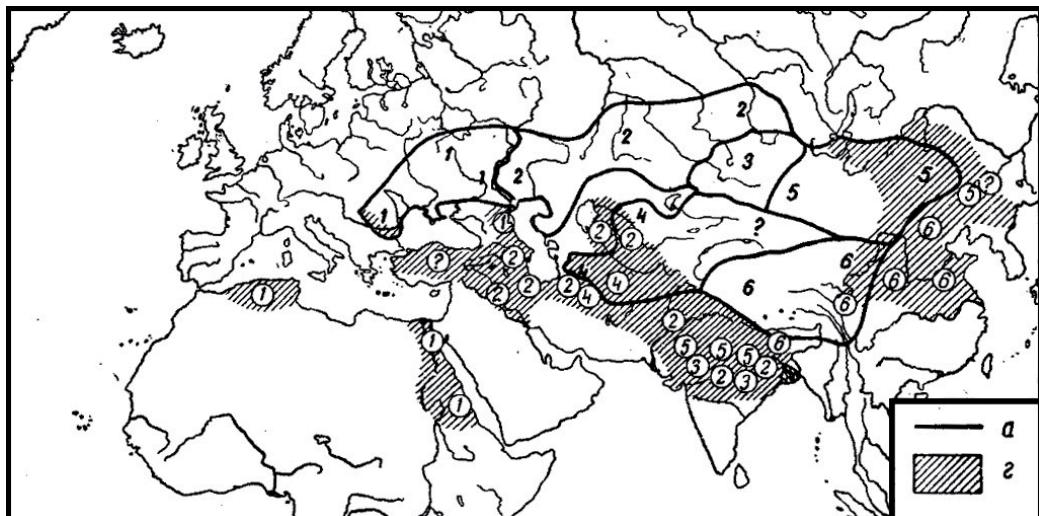
1.5+2.1+3.4+4.1+5.1+6.5+7.5+8.4.

The area of distribution of birds, which according to their phenotype may be considered them as belonging to one of 4

Распространение  
балобана по: Демен-  
тьев, 1951. Условные  
обозначения: а — об-  
ласть гнездования,  
г — область зимовки и  
кочёвок,  
1 — F. ch. danubialis,  
2 — F. ch. cherrug,  
3 — F. ch. saceroides,  
4 — F. ch. coatsi,  
5 — F. ch. milvipes,  
6 — F. ch. hendersoni.

*Distribution of the Saker Falcon on Dementyev, 1951. Labels: a – border of the breeding range, z – wintering range,*

- 1 – F. ch. danubialis,*
- 2 – F. ch. cherrug,*
- 3 – F. ch. saceroides,*
- 4 – F. ch. coatsi,*
- 5 – F. ch. milvipes,*
- 6 – F. ch. hendersoni.*



нии – на западе, до Северной Кореи – на востоке, простираясь на север до  $57^{\circ}$  с.ш. и на юг – до  $30^{\circ}$  с.ш. (рис. 2). Примерная площадь гнездового ареала составляла 13,2 млн. км<sup>2</sup>.

С 60-х гг. XX столетия наметился явный негативный тренд в популяциях балобана в Европе, а с 80-х гг. начался период интенсивного освоения естественного ресурса балобанов, в результате чего площадь его ареала сократилась практически в 2 раза – до 6,9 млн. км<sup>2</sup>, и он распался на отдельные изоляты в Европе и начал фрагментироваться в Азии (рис. 3).

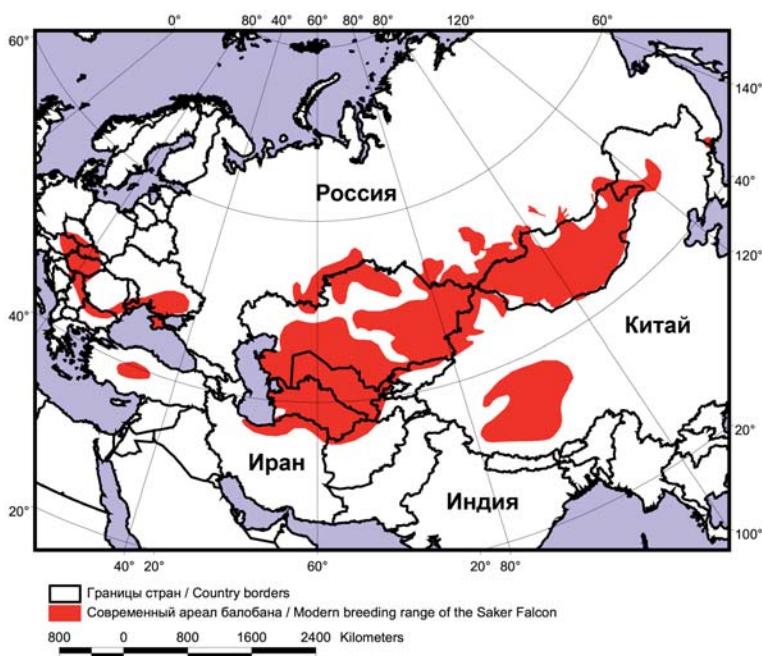
Полностью прекратили своё существование одни из наиболее крупных в Европе – окско-донская и волго-уральская популяции вида, сосредоточенные в лесостепной зоне Европейской части России. В Заволжье, вероятно, сохранился основной ресурс балобана, гнездящегося в Ев-

rows of related characters, specific for the forms, being intermediate between *cherrug* and *milvipes* and *cherrug* and *progressus*, is outlined in the zone of overlapping of Western and Eastern Saker ranges, located predominantly along the state border of Russia and Mongolia. All of the birds were identified as the Siberian Saker Falcons (*F. ch. saceroides*) (fig. 9). As a rule, these birds are similar to *cherrug* in their colour of plumage, with markings on the upperparts or underbody being specific to the Eastern Saker, but for a complex of characters it is impossible to consider them as belonging to anything of typical phenotypes of Eastern Sakers. Probably this group of birds, being similar in their phenotypes, filling an intermediate position between *cherrug* and *milvipes* or *cherrug* and *progressus* and being defined by a wide gradient of characters between *milvipes* and *progressus* (fig. 10) seem to be recognized as a hybrid population in the zone of overlapping the Western and Eastern Saker ranges and only conditionally named the "Siberian Saker Falcons". And the Siberian Falcons are encountered on rare occasions apart from the zone of the Western and Eastern Saker ranges overlapping (10.91% of a total number of records in the Volga region and Siberia and 11.7% of a total number of records in Mongolia) and distributed in a quite vast territory, and there is no chance to identify any population core of this form with high density.

Thus, spatial analysis of all the 8 groups of characters allows to select 5 zones of the Saker range, with 70% individuals being typical for a row of related characters, and virtually all of them are coincided with the population cores (fig. 11): Common Saker Falcon (*F. ch. cherrug*) – 6 populations with numbers from 100 to 300 pairs, with phe-

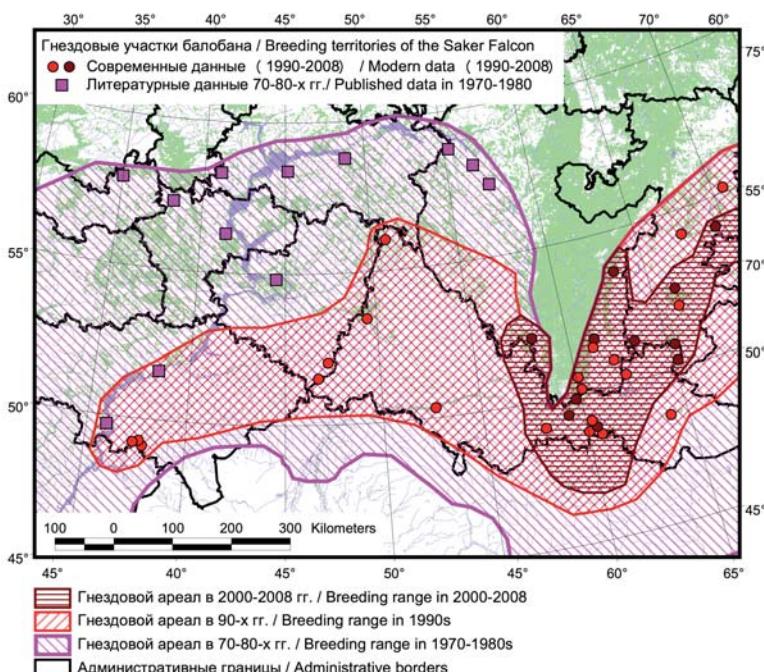
**Рис. 3.** Современный гнездовой ареал балобана.

**Fig. 3.** Modern breeding range of the Saker Falcon.



ропейской части России. По данным А.Н. Карамзина (1901) в бывшей Самарской губернии (на территории Бугульминско-Белебеевской возвышенности) балобан гнездился в количестве 3–4 пар на 100 десятин (3–4 пар/1,45 км<sup>2</sup>). В Саратовской области в Дьяковском лесу балобаны гнездились в 1–2 км пара от пары ещё в начале XX столетия (Волчанецкий, Яльцев, 1934). Здесь вплоть до конца 90-х гг. ХХ столетия сохранялись пары балобанов, гнездящиеся с плотностью 3,5–5,2 пар/100 км<sup>2</sup> леса (Завьялов, Рубан, 2001), однако уже к 2002 г. вид исчез (Барабашин, 2004). Последние пары в Поволжье прекратили своё гнездование в начале XXI столетия в Волгоградской и Самарской областях (Карякин и др., 2005а). Коллапс популяции балобана в Европейской части России достаточно подробно описан В.М. Галущиным (2005), поэтому ещё раз его описывать не имеет смысла. В настоящее время можно констатировать лишь тот факт, что на основной территории Европы (в первую очередь на – её востоке) балобан в качестве гнездящегося вида утрачен.

Большая часть мировой популяции балобана в настоящее время сосредоточена в Азии, в четырёх основных резерватах вида – на Устюрте и Мангишлаке в Западном Казахстане (Карякин, 2004б; Карякин и др., 2005с; Левин, 2008; Пфеффер, Карякин, 2010), в Алтае-Саянском регионе, преимущественно на территории России и Монголии (Карякин и др., 2010б), в Центральной Монголии (Al Bowardi, 2003; Dixon, 2009) и Тибете (Potapov, Ma, 2004).



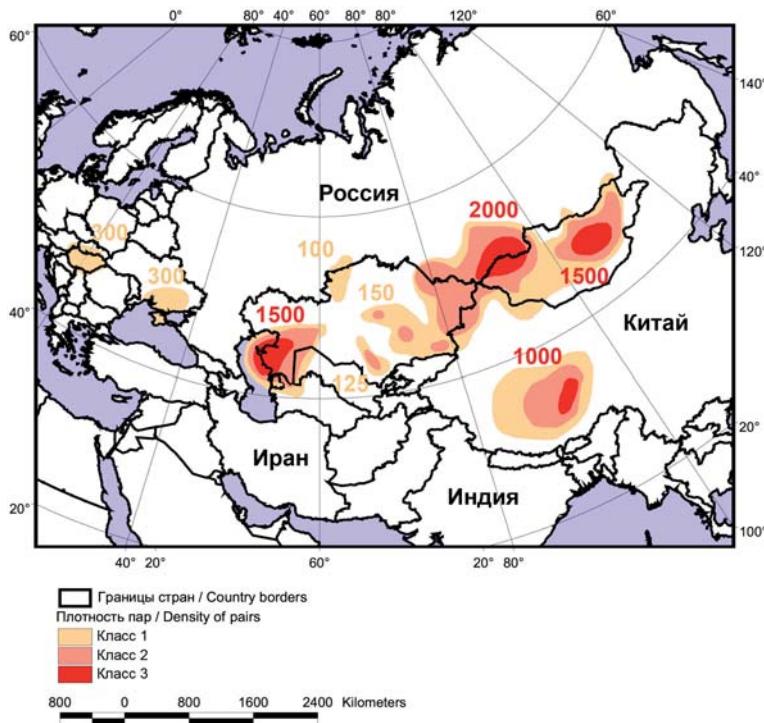
notypically similar birds being more than 90%; Chink Saker Falcon (*F. ch. aralocaspicus*) – one population core with a total number of about 1500 pairs, with phenotypically similar birds being 85%; Mongolian Saker Falcon (*F. ch. progressus*) – one population core with a total number of about 1500 pairs, with phenotypically similar birds being 75%; Tibetan Saker Falcon (*F. ch. hendersoni*) – one population core with a total number of about 1000 pairs, with phenotypically similar birds being 100% (unfortunately there are too little data); Centralasian Saker Falcon (*F. ch. milvipes*) – implied population core, being virtually a part of the Altai-Sayan population, with a number of about 500 pairs, with phenotypically similar birds being 70%. It should be noted, that ranges of Centralasian and Mongolian Sakers are the largest within the Saker Falcon distribution: the first one extends across the mountains from South-Eastern Kazakhstan to Eastern Sayan inclusive, the second – across the steppes of Central Asia from Southern Altai to Khingan, and as isolated population up to Primorye. But actually a third of the territory of both subspecies ranges is the zone of their overlapping with birds of native phenotypes being no more 20%, and others being the intermediate between Centralasian and Mongolian Sakers, or similar to Common Sakers (we consider such birds as the Siberian). Thus, if the entire ranges are considered, no more than 40% birds with native phenotype *milvipes* and no more than 60% of *progressus* live in the population cores of subspecies.

The center of the zone of intergradation of Common, Centralasian and Mongolian Saker distribution is the Altai-Sayan region. There is one of the largest population cores of the species, with a number at least 1500 pairs, consisting of extremely mixed phenotypes (fig. 10, 11); while it is the area of highest breeding density for birds of 4 mixed phenotypes (*cherrug*, *saceroides*, *milvipes* and *progressus*), in which the birds with atypical colour patterns are registered.

1. Birds with dark upperbody and “helmet” (dark-coloured crown, nape, cheek and mustache) and pale-coloured under-

Динамика гнездового ареала балобана за последние 50 лет. Литературные данные приводятся по: Григорьев и др., 1977; Бородин, 1994 и др.

Fluctuations of the breeding range of the Saker Falcon for past 50 years. Published data are cited according to: Grigoryev et al., 1977; Borodin, 1994 and others.



**Рис. 4.** Популяционная структура ареала балобана. Цифрами обозначена оценка численности популяций.

**Fig. 4.** Population structure of the Saker Falcon breeding range. Numbers denote the estimated population.

Анализ плотности потенциальных гнездовых участков балобанов в зонах оптимального гнездования лишний раз доказывает вышеизложенное положение, показывая четыре основных популяционных ядра вида (рис. 4): 1 – Алтае-Саянская горная область и горы северо-восточного Казахстана и северо-западного Китая, на юг до Тарбагатая включительно, 2 – Центральная и Восточная Монголия, 3 – Аравийско-Каспийский регион, 4 – Восточный Тибет.

Оценка численности вида только в основных популяционных ядрах предполагает гнездование около 6975 пар, из которых 8,6% гнездится в Европе. Однако дисперсное распространение балобана в Азии имеет место и за пределами контура выделенных популяционных ядер, на что указывает множество литературных источников (Мошкин, 2010). Учитывая это, можно предположить, что численность всей мировой популяции вида приближается к 10–15 тыс. пар (Мошкин, 2010; Dixon, 2009), из которых лишь 4–6% приходится на долю европейского населения балобанов.

#### Популяционно-подвидовая структура ареала вида

До последнего времени изображения птиц, наблюдавшихся в полевых условиях, практически не использовались в анализе распространения балобанов разных фенотипов или подвидов. Последнее из известных исследований фенотипов балобанов также базируется в основном на

body with developed black heart-shaped markings, merging in transversal bars on flanks, trousers and usually undertail coverts as well. In former times this phenotype was described as *Falco [Hierofalco] lorenzi* Menzbier, 1900. The code of phenotype: 1.5+2.1+3.4+4.5+6.5+7.5+8.4.

2. Very pale-coloured birds with uniformly whitish underbody and head without any markings, ochre or gray upperbody with almost whitish transversal bars. The code of phenotype: 1.5+2.4+3.3+4.5+5.4+6.5+7.6+8.4.

3. Entirely dark birds with black-brown colouring of upper and underbody with rufous bars on undertail coverts and trousers as well. In former times this phenotype was described as the Altai Falcon (*Falco [Hierofalco] altaicus* Menzbier, 1891). The code of phenotype: 1.1+2.1+3.4+4.2+5.4+6.1+7.5+8.1. It should be remarked, that although transverse bars on upperparts are presented, but they may be seen only under the condition of the plumage having faded, that are difficult to see in field. But in the population there are birds having distinct rufous and reddish-brown markings even on the fresh feathers, which may merge to form distinct bars on the upperbody. We consider them to the same group. The code of phenotype: 1.5+2.1+3.4+4.2+5.4+6.1+7.5+8.4.

These morphs are included in the analysis of phenotype variations in the Altai-Sayan region, however their status is discussed separately (see below).

We have not included in the analysis several populations of Sakers, inhabiting mountains of Southern Kazakhstan (at least 105–145 pairs, see: Karyakin et al., 2010a), Kyrgyzstan (no more than 50 pairs, Levin, pers. comm.), Uzbekistan (55–69 pairs, see: Atajanov, 2002), Tadzhikistan (from 10 to 100 pairs, see: Dixon, 2009) and Turkmenistan (24–34 pairs, see: Efimenko, 2010), where a total of 244–398 pairs are projected to breed, as well as the Turkish population, which number is estimated as 50 pairs (Dixon et al., 2009).

#### Discussion

##### Status of the Turkestan and Anatolian Saker Falcons

The most authors state the *F. ch. coatsi* breeding (Atajanov, 2002; Efimenko, 2010) in the mountains of Central Asia; individual breeding pairs of *F. ch. milvipes* were also mentioned (Efimenko, 2010). However, no images of falcons has been obtained during the past ten years; therefore, it is infeasible

Варианты окраски обыкновенного балобана (*F. ch. cher-rug*) из северной (вверху) и южной (внизу) части ареала в Казахстане. Коллекция Зоологического музея Института зоологии, Алматы, Казахстан. Фото А. Коваленко.

Different colour-patterns of the Common Saker Falcon (*F. ch. cher-rug*) from the north (upper) and south (bottom) of the range in Kazakhstan. Collection of the Zoological museum of the Institute of Zoology, Almaty, Kazakhstan. Photos by A. Kovalenko.



анализе музейных коллекций (Eastham et al., 2002). Пытаясь анализировать только музейные коллекции, мы столкнулись с таким артефактом, как большое разнообразие птиц различных фенотипов с массой переходов от одного к другому, происходящих из разных областей ареала балобана. Это совершенно логично вытекает из желания коллекторов собрать тех птиц, которые интересны или ранее не были представлены в коллекции того или иного музея. Таким образом, по коллекционным экземплярам можно получить представление о том, каких фенотипов птицы встречены на данной территории, но невозможно определить какого фенотипа птицы составляют фон в той или иной популяции. Именно поэтому в данной работе мы привлекаем коллекционные экзем-

to verify the data on phenotypes of the Saker Falcons inhabiting the mountains of Central Asia southward from Kazakhstan within GIS-software. The analysis of the specimens that are stored in the collections of Russian and Kazakhstan museums provide the extremely inconsistent data. Virtually, most of the Saker Falcons collected in the mountains of Central Asia were incorrectly identified; their phenotype not corresponding to the description of *coatsi* holotype. Properly speaking the only distinguishing character that was used by the collectors to identify the birds collected as the Turkestan Saker Falcon was the rufous coloration of the crown. However, the coloration of upperbody and the pattern of underbody varied from those typical of the Western Saker Falcons to those typical of extremely progressive Eastern Saker Falcons (*progressus* and *hendersoni*). It seems that Stepanyan (1990) did not bother to elucidate this problem and caused confusion in the description of the Turkestan Saker Falcon by having written that the coloration of the upperbody of *coatsi* varies from the uniformly brown without the pattern to dark brown with reddish rusty edges of the wings and the development of transversal pattern formed by ochre spots or bars. Although Dementiev (1951), who made the description of this subspecies, provided appreciably accurate characteristic features for this bird: "the coloration of the Turkestan Saker Falcon is close to that of *F. ch. saceroides*, but is more bright; crown of the adult birds has a touch of brick-red-dish or burgundy red (in fresh feather); the back side is darker than that for the Siberian birds – it is dark brown with the wide development of the touch of grayish shade; pale markings on the upperbody are brighter, reddish rufous instead of ocher rufous; the transversal pattern on the upperbody is the same as that for *saceroides*, the spots on the underbody are dark brown and have a more saturated colour than those of *saceroides*". As a typical variant of the coloration of *coatsi*, Pfeffer (2009) points to the birds with an appreciably pronounced, although not very contrasting, pale transversal pattern of the upperbody with strong bluish gray shade, rufous coloration of the crown, bright dark and narrow mustache, and pale underbody, slightly barred only on the trousers.

On this evidence, it is perfectly incomprehensible why the Saker Falcons with the uniform coloration of the upperbody and weak rufous coloration of the head (often, only individual feathers on the head) were

пляры лишь для типизации встречающихся локально птиц интересной окраски либо закрываем очевидные «дыры» в наблюдениях по причине исчезновения балобана в той или иной части ареала в современный период или отсутствия полевых наблюдений за живыми птицами.

Для начала рассмотрим менее дробный, европейский подход к подвидовому делению балобана, основанный на номенклатуре Ч. Вори (Vaurie, 1961; 1965). Для этого будем анализировать лишь 2 ключевых признака, различающих западных и восточных балобанов:

1. Окраска верха тела:
  - 1.1. Однотонная, разных оттенков бурого, без пестрин.
  - 1.2. Любой окраски со светлыми пестринами.
2. Рисунок боков и штанов:
  - 2.1. Продольный бурый.
  - 2.2. Любой окраски поперечный.



referred to this subspecies.

To this moment, it is impossible to get an idea on what area the Turkestan Saker Falcon inhabits and where the population center of individuals of this phenotype is (was) located even with the assistance of the collected specimens. The intermediate form between *F. ch. milvipes* and *F. ch. aralocaspicus* or a certain transition form from *F. ch. hender soni* to *F. ch. milvipes* could have possibly been described as a holotype; although this refers to the guesswork, as well.

Taking into consideration an appreciably wide range ascribed to the Turkestan Saker Falcon, which embraces the mountains from the Karatau mountains to the Kugitang region and the Elbrus (Pfeffer, 2009), it can be assumed that the phenotypically native individuals can be definitely encountered on a certain part of this territory, which would differ from neighbouring Chink (on the west) and Centralasian (on the east) subspecies. Therefore, the question on the occurrence today of this species remains open.

In Turkey, the Saker Falcon breeds in isolation; its proximity with *coatsi* only may be assumed basing on possible overlapping of their ranges in the past in form of a narrow corridor through the mountain regions stretching southwards from the Black and Caspian Seas. The first approximated description of this form was given by Pfeffer (2009); however, the subspecies has not been described yet. Nevertheless, its existence should not be eliminated, since the specimen of falcons from the collections from Anatolia indeed differ from *coatsi*, and especially from *cherrug* on the basis of a number of characters and can be reasonably referred to the group of the Eastern Sakers.

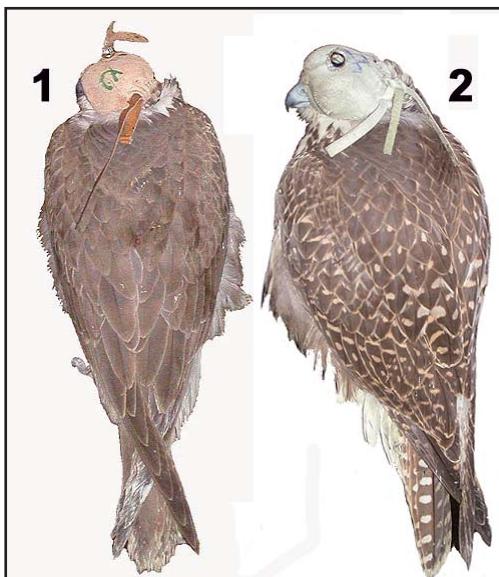
With reference to the above-mentioned, the final map of the Saker Falcon range may be divided into seven subspecies (fig. 12);

*Варианты окраски верха и низа тела обыкновенных балобанов (*F. ch. cherrug*) из северных (Наурзум) и южных (Бетпак-Дала) популяций (1-й и 2-й слева), чинковых балобанов (*F. ch. aralocaspicus*) из Устюрта (2-й справа) и центральноазиатских балобанов (*F. ch. milvipes*) из окрестностей Семипалатинска (1-й справа). Тушки из коллекции ЗИН РАН. Фото А. Коваленко.*

*Variants of coloration of underbody and upperbody of Common Sakers (*F. ch. cherrug*) from the northern (Naurzum) and southern (Betpak-Dala) populations (1 and 2 left), Chink Sakers (*F. ch. aralocaspicus*) from Ustyurt Plateau (2 right) and Centralasian Sakers (*F. ch. milvipes*) from the vicinities of Semipalatinsk (1 right). Specimens from the collection of the Zoological Institute of the Russian Academy of Science. Photos by A. Kovalenko.*

Два наиболее типичных варианта окраски спины балобанов, доминирующих в ареале вида:  
 1 – западные балобаны (спина однотонная),  
 2 – восточные балобаны (спина с рисунком). Карта ареалов, построенная по двум данным признакам, показана на рис. 5.

Two colour-patterns of upperbody, being the most typical for the Saker: 1 – Western Sakers (uniformly coloured upperbody),  
 2 – Eastern Sakers (upperbody with pattern). Fig. 5 shows the map of the range, created according two those characters.



Таким образом, можно простым методом закодировать фенотипы особей в базе данных. Коды, определяющие подвидовую принадлежность, следующие:

Западный балобан (*F. ch. cherrug*):

1.1+2.1.

Восточный балобан (*F. ch. milvipes*):

1.2+2.2.

В данном ГИС-анализе используется контур ареала на период 70-х гг. XX столетия, так как в анализе участвуют коллекционные образцы западных балобанов, собранные с территорий, где в настоящее время вид вымер. Анализ позволяет достаточно точно разнести встречи западных и восточных балобанов на пространстве от Западной Европы до Алтая (рис. 5, табл. 1), но уже начиная от Алтая и до Даурии область перекрытия зоны регистрации птиц как с признаками западного, так и с признаками восточного

two of those (Turkestan and Anatolian Saker Falcons) requiring the further study, and the latter one requiring the determination of subspecies independence, as well.

### Status of the Altai Falcon

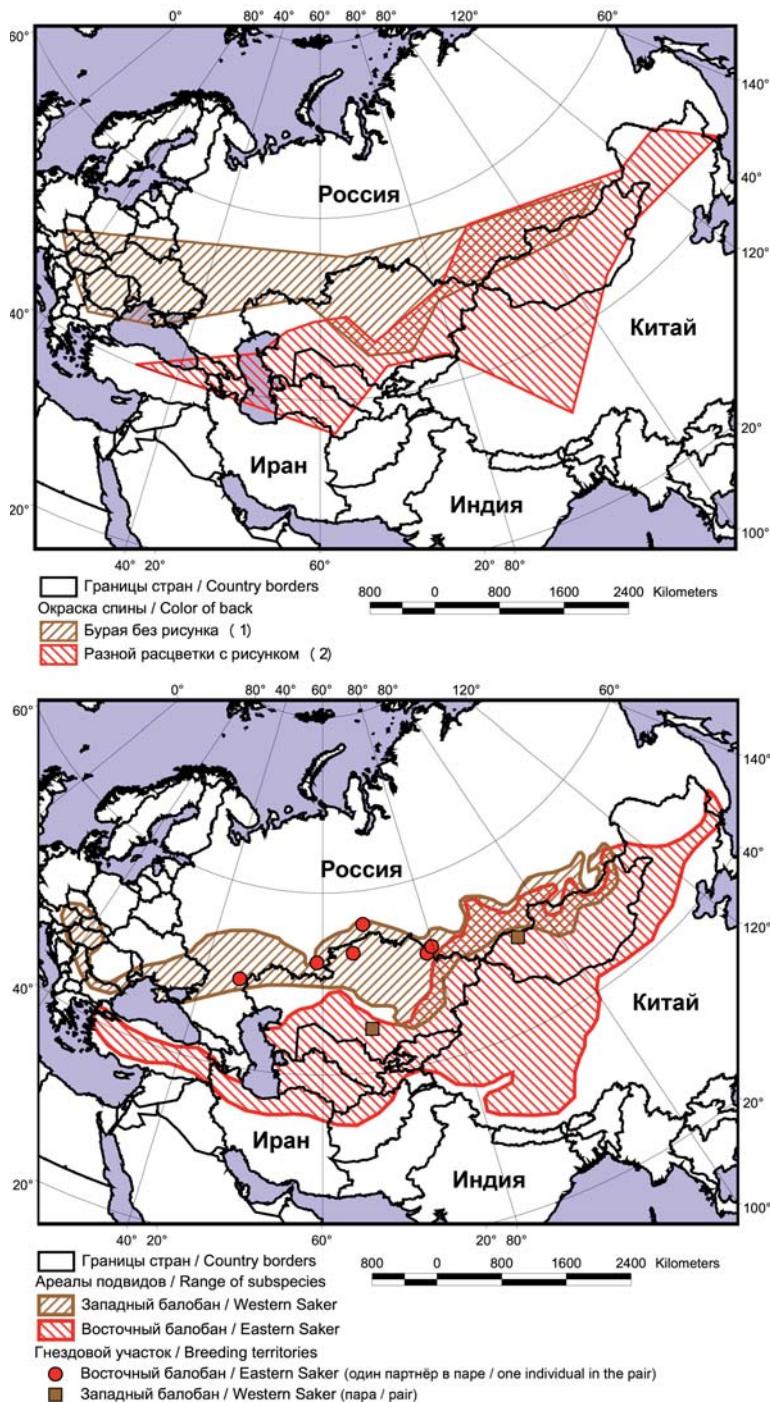
When characterizing the geographic variability of the Saker Falcons, Dementiev (1951) wrote that “systematically, the Saker Falcons are rather close to the Gyrfalcons and morphologically all forms of these falcons from the Western (European) Saker Falcons via the Centralasian (Mongolian and Tibetan) to the Arctic Gyrfalcons, generally speaking, represent the continuous row of variations in colour and size, the intermediate member between the Gyrfalcons and the Saker Falcons being the Altai Gyrfalcon”. In his early publications, Dementiev considered that “basically, it would have been quite reasonable to refer to the Saker Falcons and the Gyrfalcons as one species, if there were no such fact that the range of the Altai Gyrfalcon coincides with that of the Saker Falcon, at least partially”. However, later, after having reconsidered his views, he combined it into the Mongolian (Centralasian) Saker Falcon *F. ch. milvipes* (Dementiev, Shagdarsuren, 1964).

Stepanyan (1990) held the same views relating to the Altai Gyrfalcon; he identified all the birds with pale and dark coloration as *F. ch. milvipes* and wrote that “the phenomenon of polymorphism is typical of the populations in the northeastern part of the species range; which manifests itself in the existence of pale (the common coloration type) and dark (melanic) morphs”. In his opinion, dimorphic populations are appre-

**Табл. 1.** Регистрации западных (*F. ch. cherrug*) и восточных (*F. ch. milvipes*) балобанов в разных регионах ареала вида.

**Table 1.** Registrations of Western (*F. ch. cherrug*) and Eastern (*F. ch. milvipes*) Sakers in different regions within the species range.

Регион / Region	Все балобаны All Saker Falcons	Западные балобаны Western Sakers		Восточные балобаны Eastern Sakers	
		Western Sakers	Eastern Sakers	Western Sakers	Eastern Sakers
Алтай-Саянский регион / Altai-Sayan Region	436	48		388	
Монголия / Mongolia	99		7		92
Тибет / Tibet	6				6
Арало-Каспийский регион / Aral-Caspian Region	257			257	
Восточный Казахстан / Eastern Kazakhstan	18				18
Юго-Восточный Казахстан / South-Eastern Kazakhstan	4		2		2
Казахский мелкосопочник / Kazakh Upland	15		15		
Зауралье / Trans-Ural Region	22		19		3
Европейская часть России / European part of Russia	16		15		1
Украина / Ukraine	12		12		
Страны Восточной Европы / Eastern Europe	7		7		
<b>Всего / Total</b>	<b>892</b>			<b>125</b>	<b>767</b>



**Рис. 5.** Распространение западного (*F. ch. cherrug*) и восточного (*F. ch. milvipes*) балобанов (внизу) на основании анализа распределения в ареале признаков окраски спины, боков и штанов (вверху). Контур конвексных полигонов проведён через точки регистрации пар с одинаковым фенотипом (вверху) и обрезан по контуру реального ареала балобана (внизу). Случайные встречи западных балобанов в ареале восточных и восточные в ареале западных показаны на карте отдельными значками (внизу). К случайным отнесены встречи, лежащие за пределами зоны поиска точек при построении карты плотности методом Kernel.

**Fig. 5.** Distribution of the Western Saker Falcon (*F. ch. cherrug*) and Eastern Saker Falcon (*F. ch. milvipes*) (bottom) on the base of the analysis of distribution of plumage characters (upperbody, flanks and trousers) within the. Convex polygons have been outlined by points of registrations of pairs with similar phenotypes (upper) and cut along the borders of the Saker actual breeding range (bottom). Accidental records of Western Sakers within the range of Eastern ones and vice versa are shown as separate signs (bottom). Records apart the search radius of points at the creating of the map of Kernel density estimations for points. Labels: 1 – upperbody is uniformly dark, 2 – upperbody with pale markings and stripes.

ciably clearly localized geographically.

Despite the fact that the Altai Falcon (*F. altaicus*) was identified by Vaurie (1961; 1965) as an independent species, this form has not been recognized in this status by many specialists. In the first world report on raptors, the Altai Falcon appears only as a subspecies of the Gyrfalcon (Brown and Amadon, 1968); Schauensee (1984) believes that the Altai Falcon is the twin species of the Saker Falcon; Mackinnon and Phillips (2000) consider it to be a subspecies of the Saker Falcon; while Forsman (2007) provides the status of independent species for Altai Falcon. Nevertheless, almost all the authors ground their opinions only upon the descriptions of several specimens, which were found in publications in English.

The description of the Altai Falcon in English based on the translations of studies of Sushkin and the analysis of museum specimen was made by Ellis (1995). He processed the extensive material from the museum collections; 53 specimens were analyzed and identified as the Altai Falcons; at least two of those were earlier incorrectly identified as Gyrfalcons; many of those were typical Saker Falcons, but 34 birds (the main part) turned out to be the falcons phenotype *altaicus*. No certain stable type has been revealed in the group of Altai Falcons. All the Altai Falcons and Saker Falcons being close to them were divided into 19 morphological classes according to their coloration. The author believes that the range of the falcons phenotype *altaicus* is limited narrower than it was earlier supposed, mainly by the Altai and Sayan mountains. Ellis (1995) assumed the possibility of the manifestation of phenotypes of "Altai Falcons" due to hybridization of the Gyrfalcons and Saker Falcons. In author's opinion, this should have been supported by the genetic studies. However, the genetic studies did not provide the results that were expected. The genetic differentiation of the falcons from the *Hierofalco* group being very weak, haplotypes of two analyzed Altai Falcons vanished among the large number of haplotypes belonging to the Eastern Saker Falcons (Nittinger et al., 2007).

The surveys carried out by Potapov and co-authors (Potapov et al., 2002) have shown rare observations of the Altai Falcons among the Saker Falcons both in steppe regions of Mongolia and in the highlands of the Mongolian Altai. Having analyzed the density of the birds observed and the area of possible habitats in the highlands of the Mongolian Altai, the authors arrived



Варианты окраски верха и низа тела центральноазиатских балобанов (F. ch. milvipes) из Восточного Казахстана (1-й и 2-й слева) и туркестанских балобанов (F. ch. coatsi) из Туркмении и Таджикистана (1-й и 2-й справа). Тушки из коллекции ЗИН РАН. Фото А. Коваленко.

*Variants of coloration of underbody and upperbody of Central Asian Sakers (F. ch. milvipes) from Eastern Kazakhstan (1 and 2 left) and Turkmenian Sakers (F. ch. coatsi) from Turkmenistan and Tajikistan (1 and 2 right). Specimens from the collection of the Zoological Institute of the Russian Academy of Science. Photos by A. Kovalenko.*

балобана составляет 1 млн. км<sup>2</sup>. Это 11% от площади былого ареала восточного балобана и 23% – от площади былого ареала западного балобана.

К западным балобанам отнесено 14,01% особей (табл. 1), к восточным, соответственно, 85,99%. В зоне исключительного обитания западного балобана сосредоточено 68% встреч фенотипически чистых западных птиц (85 особей), а в зоне перекрытия ареалов западного и восточного балобанов встречено 28,8% (36 особей из 125). В зоне исключительного обитания восточного балобана встречено 40,81% восточных птиц (313 особей), а в зоне перекрытия ареалов западного и восточного балобанов встречено 448 восточных птиц из 767 (58,41%).

В ареале восточных балобанов (за пределами очагов плотности фенотипически чистых западных балобанов) встречено 4 особи западных балобанов из 125. Птицы встречены на 2-х гнездовых участках

at the conclusion that the occurrence of the Altai Falcon as an independent species in the Mongolian Altai is impossible (Fox, Potapov, 2001). Subsequently, after the first description of the Altai Falcon was analyzed (Potapov, Sale, 2005), the conclusion was made that the description of this taxon is invalid in view of the Code of Zoological Nomenclature (International Code..., 2004). A series of syntypes (the brood and one of the parents collected by Sushkin) stored in the collections of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, which was used by Suchkin (1938) and subsequently, Ellis (1995), contains the individuals belonging to different species, which contradicts the status of the “species”.

Despite this fact, a number of Russian ornithologists undertake attempts to resuscitate the Altai Gyrfalcon in the status of an independent species – the Altai Falcon or Altai Gyrfalcon (*Falco altaicus*) (Moseikin, 2001a, 2001b; Koblik et al., 2006).

The surveys carried out recently have yet more proved the inconsistency of these views. Taking into account the regular brooding of juveniles with phenotype *altaicus* in falcon pairs with phenotypes *saceroides* and/or *progressus*, it was suggested that this fact should be regarded as the colour pattern morphism (Karyakin, Nikolenko, 2008), hybridization with the northern Gyrfalcons (Ellis, 1995; Fox, Potapov, 2001; Potapov et al., 2002), or gene manifestation of the relict population of falcons, which used to inhabit the mountainous regions of Central Asia (Moseikin, 2001b; Pfeffer, 2009), but by no means an independent subspecies or even species. Today, the appreciably serious data on the records of the so-called “Altai Falcons” have been accumulated, which were discussed in the spatial analysis of phenotypes belonging to the Saker Falcon.

What is the “Altai Falcon”? This name is treated to combine falcons of two colour patterns: uniformly dark-coloured birds, being described as Altai Falcon *Falco [Hierofalco] altaicus* Menzbier, 1891, and birds with pale-coloured underbody and dark «helmet», that were described as *Falco [Hierofalco] lorenzi* Menzbier, 1900. Sushkin (1938) has yet proved the Lorenz's Falcon being a variant of adult plumage of the Altai Falcon, having shot the adult male phenotype *lorenzi* and raised his 5 nestlings (all females) in captivity, one of them were collected in juvenile plumage in 1914, others – in adult plumage in 1915–1919.



**Варианты окраски монгольских балобанов (F. ch. progressus), хранящихся в коллекции ЗИН РАН в качестве алтайских соколов (F. altaicus): птица слева из коллекции П.П. Сушкина, птицы в центре и справа с территории современного Красноярского края из коллекций М.А. Мензбира и А.Я. Тугаринова. Фото А. Коваленко.**

*Variants of coloration of Mongolian Sakers (F. ch. progressus) identified as Altai Falcons (F. altaicus): left specimen is from Sushkin's collection, central and right specimens is from Menzbir's and Tugarinov's collections. ZI of the RAS. Photos by A. Kovalenko.*

в Северо-Западной Монголии и в Юго-Восточном Казахстане (Каратай) (3,2%). В ареале западных балобанов встречено 6 восточных балобанов из 767 (0,78%) – все в смешанных парах с западными балобанами. Для зоны лесостепи Поволжья, Западной Сибири и Северного Казахстана доля регистраций восточных балобанов среди западных составила 10,91% от 55.

Анализ наглядно показал распределение ареалов западных и восточных балобанов в широтном направлении (рис. 5), фактически параллельно друг другу, без зоны перекрытия, на протяжении 4 тыс. км, т.е. практически на половине ареала обитания вида (весь ареал обитания вида в Европе). В связи с этим было бы правильнее западных балобанов называть северными, а восточных – южными.

Начиная с Алтая далее на восток формируется зона интерградации между западными и восточными балобанами

Thus, we can confirm the falcons phenotype *altaicus* in their adult plumage may be divided into two morphs with pale-coloured (*lorenzi*) and dark-coloured (*altaicus*) underbody. Both colour patterns are being developed during the moult in very dark, almost black-brown juveniles. And there are many transitional variants of adult plumage, which are defined as black-brown, brown with distinct bluish-gray shade or gray upperbody with various patterns of rufous or reddish-brown markings, spreading from little spots throughout the upperbody (like Arctic Gyrfalcons *Falco rusticolus*), to distinct transverse bars, like Mongolian and Tibetan Sakers. All of these birds are with dark “helmet” and barred undertail coverts. However some dark birds or birds with “helmet” do not have barred undertail coverts. Dark birds with uniformly pale undertail coverts or with arrow-shaped markings, pointing towards the head, are more often. The most frequent character, distinguishing dark birds from the native variant of *altaicus*, is the pale supercilium, corresponding usually with pale undertail coverts. As mentioned above, deviations toward the dark morph are noted among all phenotypes of Sakers, inhabiting the Altai-Sayan region. Thus, the stable phenotype of the Altai Falcon does not exist. If even about 30% birds, having the characters of the “Altai Falcon”, are recorded in a local population (for example in the Western Tannu-Ola mountains), the main part of these birds will differ from each other in a number of characters.

Spatial analysis has shown the absence of phenotypically native population core of this morph even in those parts of the Altai-Sayan region, where it is encountered more often – in the Tannu-Ola mountains, Sayludem and upper reaches of the Alash river. It is very difficult to find two dark birds having similar coloration, and in many cases their nesting sites are located tens kilometers apart. Phenotype *lorenzi* is encountered more frequently, but considering the entire population of the species it is rare too. For 12 years of surveys carried out in the Altai-Sayan region no populations of only “Altai Falcons” have been discovered.

The analysis of records of Sakers phenotype *altaicus*, suggests, that such phenotype occurs not only at posterity of pairs with any characters of the “Altai Falcon”, but with native *saceroides*, *milvipes* and *progressus* phenotypes. Analyzing the morphs of young Sakers in the Altai-Sayan region it is revealed that birds of dark morph have been

с полным градиентом переходных признаков от типичного западного балобана к крайнему прогрессивному варианту окраски восточных балобанов, причём по мере продвижения на восток встречаемость фенотипически чистых западных балобанов падает и носит исключительный характер в Забайкалье. В то же время в западной части ареала западных балобанов чистота фенотипа составляет более 90% (89,09% в части ареала от Волги до Алтая).

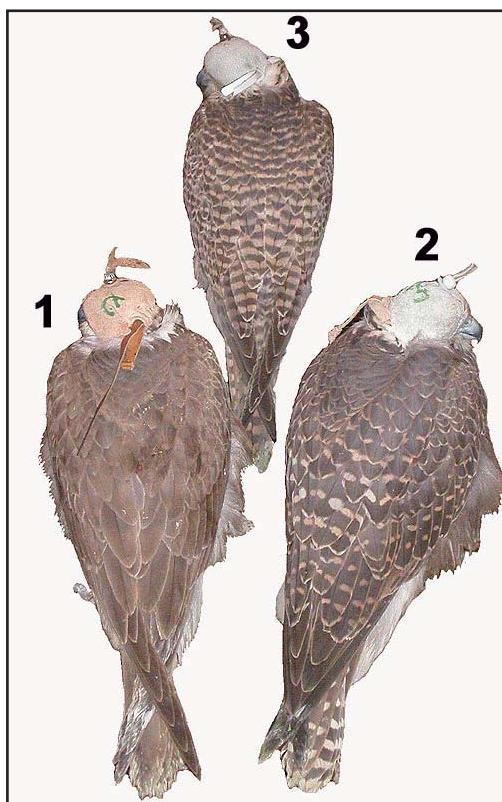
Если внести в анализ более дробное деление балобанов по окраске их спины, разбив признак на три (рис. 6) – «спина без светлого рисунка» (1.1), «спина со светлым рисунком, но без формирования его поперечной структуры» (1.2) и «спина со светлым поперечно-полосатым рисунком» (1.3), получим три основных области регистрации данного признака, причём с зоной перекрытия всех трёх только в Центральной Азии (рис. 7).

Соответственно, любое добавление признака в ГИС-анализ добавляет определённую дробность в область распространения признаков, однако на каком-то определённом этапе дробление ареала заканчивается, объективной причиной чего является невозможность построения карты плотности точек регистрации признаков данным методом.

Пространственный анализ по 8 групп-

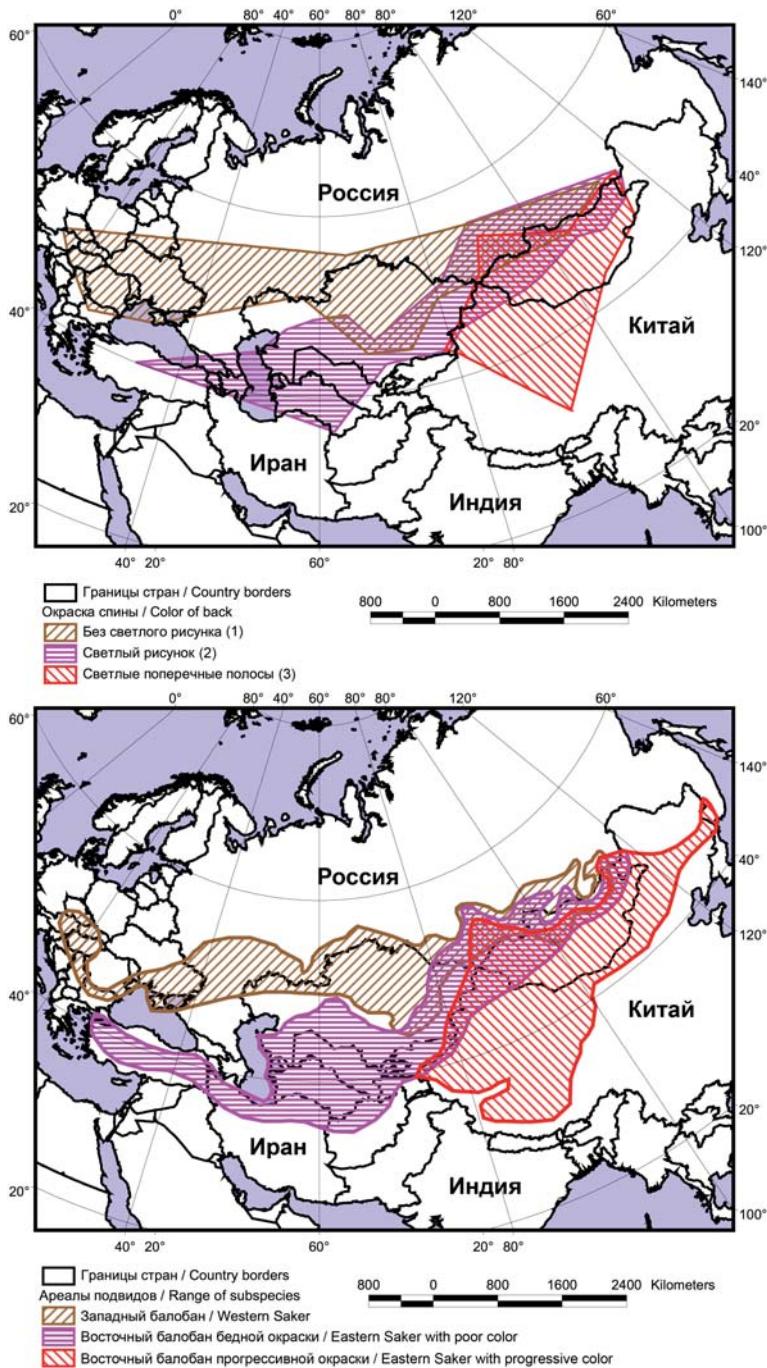
**Рис. 6.** Три наиболее типичных варианта окраски спины балобанов, доминирующих в ареале вида: 1 – западные балобаны, 2 – восточные балобаны с белой окраской спины, 3 – восточные балобаны с прогрессивной окраской спины.

**Fig. 6.** Three colour-patterns of upperbody, being the most typical for the Saker: 1 – Western Sakers, 2 – Eastern Sakers with pale markings on the upperbody, 3 – Eastern Sakers with the striped pattern on the upperbody.



registered in 20% of broods, while almost all broods were mixed and only chick was dark. One of parents of such broods may be of dark morph or phenotype *lorenzi* (47% of cases), transitional coloration between *saceroides*, *milvipes* or *progressus* and dark morph. Parents with typical phenotype *milvipes* is note in 20% of pairs, *progressus* – in 8% and *saceroides* – in 23%. Only 2% of pairs of dark morph produce broods consisting of only dark nestlings (Karyakin, Nikolenko, 2008).

Analyzing distribution of Altai Falcons we should discuss their habitat preferences. Ideas about the Altai Falcons preferring the alpine zone have been popular after publications of Sushkin (1938), who found falcons in South-Eastern Altai. The forest belt between open landscapes of Chuia steppe and highlands of the Sayludem and other mountains is absent there. However nobody, who cited publications of Sushkin, does not analyzed the distribution of birds encountered. And all birds were surveyed at the Tarkhata and Kushkunuur rivers in the areas, where rivers flow out of canyons into the Chyia steppe. Sushkin (1938) described in details the nest at the Kushkunuur river, where he shot the adult male and take 5 nestlings, and the nest located at the Tarkhata river. Besides, until now the Sakers phenotype *altaicus* breed in this area, but both points are not the highlands and located at altitudes of 2010 m and 2060 m above sea level. In South-Eastern Altai the Saker breeds also at high altitudes, and in many cases the breeding birds are of phenotypes *milvipes* – *progressus*. Following the opinion, prevailing in the published papers about the Altai Falcons preferring to inhabit highlands, Moseikin (2001b) concluded that “during surveys, carried out in the regions of Russian Altai and supported by NARC UAE, it is elucidated that during the breeding period Gyrfalcon-looking falcons have been localized in the remote regions of alpine tundra at altitudes of 2000–2800 m, that common Sakers have avoided”. But it should be noted that the alpine tundra in Russian Altai is located at higher altitudes, whilst in the Altai-Sayan Sakers (*milvipes* – *progressus* phenotypes) inhabit highlands at different altitudes up to the snow belt, where with Lammergeiers (*Gypaetus barbatus*) and Golden Eagles (*Aquila chrysaetos*) are often the only representatives of birds of prey of such sizes. Later Moseikin already with his co-authors has published information about “Altai Falcons”, inhabiting the Altai taiga (Moseikin, Ellis, 2004; Ellis et al., 2007). Referring to the personal comment of Mo-



**Рис. 7.** Распространение западных и двух форм восточных балобанов с бедной и прогрессивной окраской спины (внизу) на основании анализа распределения в ареале признаков окраски спины, боков и штанов (вверху). Условные обозначения: 1 – спина без светлого рисунка, 2 – спина со светлыми пятнышками, 3 – спина со светлыми полосами. Контур конвексных полигонов проведён через точки регистрации пар с одинаковым фенотипом (вверху) и обрезан по контуру реального ареала балобана (внизу). Признаки окраски спины показаны на рис. 6.

**Fig. 7.** Distribution of the Western Saker Falcon and two forms of the Eastern Saker Falcon with different colour patterns of upperbody (bottom) on the base of the analysis of distribution of the plumage characters (upperbody, flanks, trousers) within the species range (top). Labels: 1 – upperbody is uniformly dark, 2 – upperbody with pale markings, 3 – upperbody with pale stripes. Convex polygons have been outlined by points of registrations of pairs with similar phenotypes (upper) and cut along the borders of the Saker actual breeding range (bottom). Plumage characters of upperbody is shown in the fig. 6.

seikin Pfeffer (2009) notes that “native Altai Falcons remain only in an isolated territory of Russian Altai, inhabiting mountain forest regions with high humidity, that are poor attractive for “common” Sakers”. According to the Moseikin’s reports for the Falcon Research Institute the taiga is the mountain larch forests surrounding steppe depressions in Central Altai, that are inhabited by not only “common” and “Altai” Sakers, but species unusual for the forest landscapes such as the Imperial Eagle (*Aquila heliaca*) and Steppe Eagle (*Aquila nipalensis*). Virtually Sakers, as well as other large falcons avoid the real Altai-Sayan taiga to breed, except the Peregrine Falcon (*Falco peregrinus*), nesting in riverine cliffs there. Taking into account the lack of images of wild “Altai Falcons” of native phenotypes, while images of Sakers being numerous, we can conclude that their declaration about some population of “Altai Falcons”, existing in Altai, is only speculation and need to be proved.

The main part of Altai Falcons was encountered in the dry foothills of the Tannu-Ola mountains in the optimal nesting habitat of Sakers phenotypes *saceroides* – *milvipes* – *progressus*. The density of Sakers, as well as birds of “Altai” phenotypes decline in elevated landscapes as altitudes increase and semidesert plant communities are replaced by mountain steppes and then mountain tundra. Generating the map of density on points of registrations of Altai Falcons (fig. 14), the territory of Sailugem, where Sushkin described these birds, as well as the most part of South-Eastern Altai, even are not included in the area of the highest density, because less than 10% of a total number of encountered Altai Falcons were there. Thus, we can state a fact, that Altai Falcons concentrating in the highlands or in the taiga of Altai and Sayan are nothing, but a myth.

Analyzing 3 hypotheses of the Altai Falcon origin within the range of Eastern Sakers the hypothesis of hybridization between Sakers and Gyrfalcons, remaining to pair and breeding with Sakers after wintering, seems to be the least real, although it is the most popular among specialists. Nestlings of “Altai” phenotypes in broods of Sakers of “Altai” or ordinary phenotypes are not a rare event, therefore the Arctic Gyrfalcons breeding in pairs with Sakers should be not a rare event too. And considering the frequency of the “Gyrfalcon” characters, manifesting themselves in the broods of Sakers, such mixed pairs should be encountered regularly, that could not be missed at the

пам признаков даёт разбиение ареала на 5 кластеров. В каждом кластере доминируют особи одного из 5 фенотипов, которые отличаются друг от друга комплексом связанных признаков (см. кодировки фенотипов ниже). Эти 5 фенотипов соответствуют описанию голотипов подвидов: *cherrug*, *aralocaspicus*, *milvipes*, *progressus*, *hendersoni* (рис. 8 на 3 странице обложки). В трёх кластерах особи распадаются на два субфенотипа, отличающиеся незначительными вариациями второстепенных признаков, таких, как заметность уса, развитие полос на хвосте и т.п., причём субдоминантный фенотип обычно растворён в доминирующем, и лишь у обыкновенного балобана локализован географически в западной и восточной частях ареала.

**Кодировка фенотипов:**

**Обыкновенный балобан (*F. ch. cherrug*):**  
1.1+2.3+3.3+4.1+5.2+6.2+7.1+8.2 (западный) и 1.1+2.4+3.2+4.4+5.1+6.3+7.1+8.2 (восточный).

**Чинковый балобан (*F. ch. aralocaspicus*):**  
1.2+2.3+3.2+4.4+5.1+6.4+7.2+8.3 и 1.3+2.4+3.1+4.4+5.1+6.4+7.2+8.4.

**Центральноазиатский балобан (*F. ch. milvipes*):**

1.4+2.3+3.3+4.1+5.3+6.4+7.3+8.4 и 1.4+2.3+3.3+4.4+5.3+6.5+7.3+8.4.

**Монгольский балобан (*F. ch. progressus*):**  
1.5+2.4+3.2+4.5+5.4+6.5+7.4+8.4.

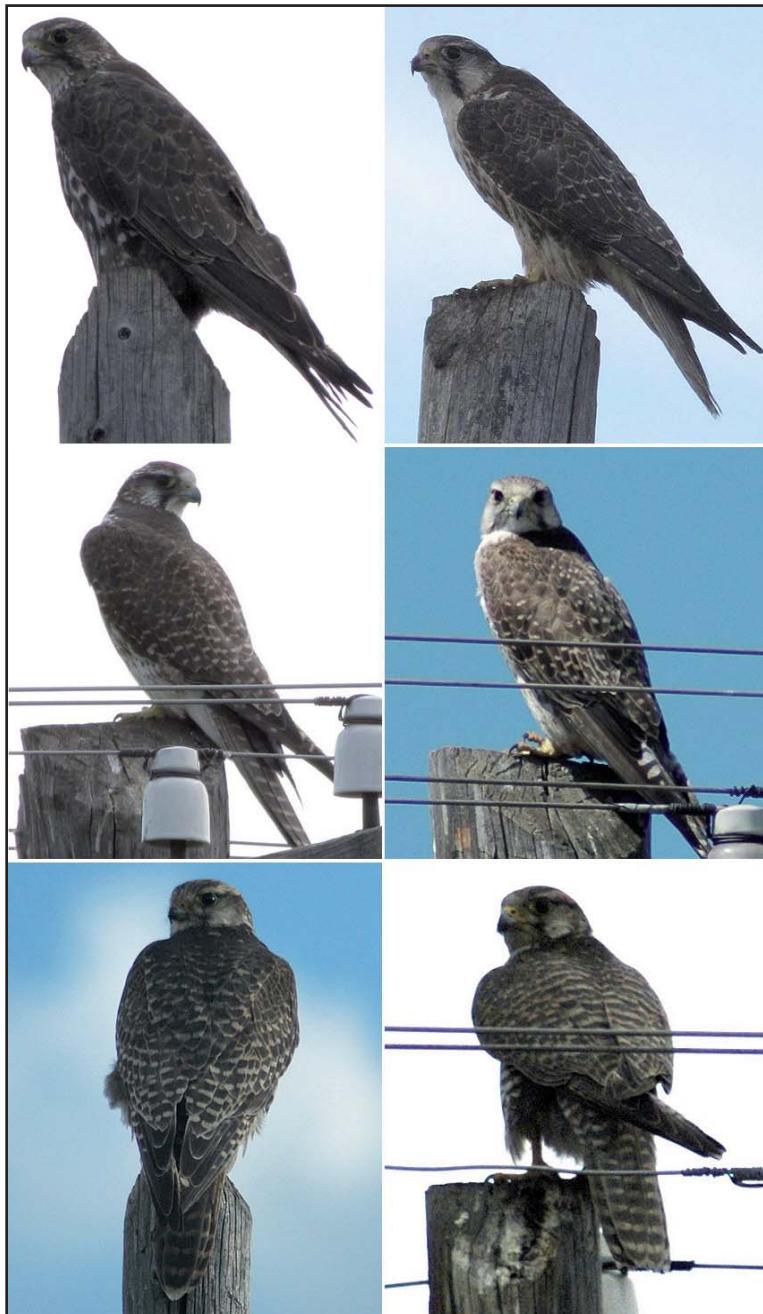
**Тибетский балобан (*F. ch. hendersoni*):**  
1.5+2.1+3.4+4.1+5.1+6.5+7.5+8.4.

В зоне контакта ареалов западных и восточных балобанов, преимущественно в пограничной зоне России и Монголии, выделена область локализации птиц, которые по своему фенотипу могут быть отнесены к одному из четырёх рядов связанных признаков, характерных для промежуточных форм между *cherrug* и *milvipes* и *cherrug* и *progressus*. Все эти особи были отнесены к сибирским балобанам (*F. ch. saceroides*) (рис. 9 на 3 странице обложки). Как правило, это птицы окраски, близкой к *cherrug*, с элементами рисунка на спине либо груди и боках, характерными для восточных балобанов, но не подходящими по комплексу признаков ни к одному из выделенных типичных фенотипов восточных балобанов. Повидимому, всю эту группу фенотипически близких птиц, занимающих промежуточное положение между *cherrug* и *milvipes* и *cherrug* и *progressus* и характеризующуюся широким градиентом признаков к *milvipes* и к *progressus* (рис. 10), следует

large-scale surveys of the region. But for 12 years of surveys the Gyrfalcons breeding in pairs with Sakers have not been registered. Only two from more than 400 birds, encountered in the Altai-Sayan region for the 12 years, have raised some doubts in their species identification, but identified as Sakers of "Altai" phenotypes, because their chicks were absolutely not different from ordinary nestlings of Sakers. Thus, the hybridization between Gyrfalcons and Sakers cannot be a reason of the "Altai Falcons" appearing in the Altai-Sayan region as well as within the range of Eastern Sakers.

Analyzing the paleo-ecosystems of the northern hemisphere Potapov and Sale (2005) have concluded that there was not geographical isolation of Gyrfalcons and Sakers in the Middle and Late Pleistocene, and the proto-falcon (the ancestor of these species) inhabited a vast territory of tundra-steppe with *Lagopus* spp., *Saiga* Antelopes (*Saiga tatarica*), *Mammoths* (*Mammuthus primigenius*), *Wooly Rhinoceroses* (*Coelodonta antiquitatis*), Snowy Owls (*Nyctea scandiaca*), Lemmings (*Lemmini* sp.) and Steppe Lemmings (*Lagurus* sp.). About 8,000 years BP, the range of proto-falcons was split by the taiga belt into north and south parts, and proto-falcons evolved into Gyrfalcons and Sakers. And by the Neocene, when the taiga belt extended to the Arctic Ocean, the Gyrfalcon range had been reduced to the narrow belt of tundra and split somewhere into several parts, as well as the Saker range had been isolated by the expanding forest zone in separate steppe areas in Europe and Asia. Further the temperature decreasing caused the tundra zone expanding and the forest belt fragmentation along its south border. Thus, the conditions for consolidation of the Saker range in the south and the Gyrfalcon range in the north along the coastline of the Arctic Ocean as well were developed. As a result, the proto-falcon has been divided into separate species not long ago, and the species differentiation has not been complete yet. In captivity the Saker and Gyrfalcon can interbreed and produce the fertile posterity. Thus they may be recognized as separate species only on the criterion of their distribution.

The parallel variability hypothesis was supported as a version of the Altai Falcon origin. This hypothesis has been proved by many records of Sakers of dark morph, as well as dark-coloured Upper Buzzards (*Buteo hemilasius*) in the Altai-Sayan region (Karyakin, Nikolenko, 2008). However the hypothesis cannot be totally supported as



**Рис. 10.** Варианты переходов окраски от фенотипа сибирского балобана (*F. ch. saceroides*) (вверху справа) через центральноазиатского (*F. ch. milvipes*) к монгольскому (*F. ch. progressus*) (внизу справа). Вверху слева сокол, близкий к сибирскому балобану, с признаками алтайского сокола (*F. altaicus*). Алтая-Саянский регион. Фото И. Калякина и Э. Николенко.

**Fig. 10.** Variants of transitional colour patterns from the Siberian Saker phenotype (*F. ch. saceroides*) (upper right) via the Centralasian Saker (*F. ch. milvipes*) to the Mongolian Saker (*F. ch. progressus*) (bottom right). Upper at the left – Saker Falcon similar to the Siberian Saker with characters of plumage of the Altai Falcon (*F. altaicus*). Altai-Sayan region. Photos by I. Karyakin and E. Nikolenko.

относить к гибридной популяции в зоне контакта ареалов западных и восточных балобанов, и лишь условно называть «сибирскими балобанами». За пределами зоны контакта ареалов встречаются сибирских балобанов носят случайный характер (10,91% от суммы встреч в Поволжье и Западной Сибири и 11,7% от суммы

the birds of dark morph are not encountered in other parts of the range. But this fact does not rule out the possibility of geographical localization of the dark morph, that is known for many bird species.

May be, the occurrence of Altai Falcons mostly in the Altai-Sayan region is caused by many genetic variations in the local population of Sakers due to intergradation of several subspecies, which are quite different within their ranges apart the region.

Until recently, the differences in sizes of Altai Falcons and Sakers have been unclear. Altai Falcons seemed to be larger than Sakers, because their sizes were compared with measurements of Sakers mainly from other populations. However measurements of falcons from Altai, Tyva and Mongolia have shown the sizes of Altai Falcons not exceeding those of Sakers of other phenotypes, and being within limits of measurements of Eastern Sakers. Thus, Altai Falcons are not different from Eastern Sakers in their morphology.

We believe the “Altai Falcon” is a phenotype of Sakers, occurring occasionally without any relation to a habitat in the zone of intergradation of different subspecies of Western and Eastern Sakers, but in the zone of densest breeding of 3 forms of Sakers: *saceroides*, *milvipes* and *progressus* (fig. 14). And we consider the black-brown colouring of plumage of Sakers or black-brown “helmet”, as a variant of it, being a manifestation of specific genes in the heterogeneous population. May be, these genes are really the archaic genes of ancient falcons (proto-falcons see: Potapov, Sale, 2005), which inhabited the entire Central Asia many years ago and were the ancestors of modern Western and Eastern Sakers, Laggars and Gyrfalcons (see the chapter “The Origin of the Western and Eastern Saker Falcons”).

#### Status of the Siberian Saker Falcon

The zone of the widest distribution of phenotype *saceroides* lies in Southern Siberia within the zone of intergradations of the Western and Eastern Saker Falcons. An appreciably large number of these birds inhabit different regions of West Siberia and Mongolia within the breeding range of the Mongolian Saker Falcon, sometimes forming mixed pairs with this species in far south, up to the Gobi Desert. However, their distribution westward within the breeding range of the Western Saker is almost unobservable. During 12 years of surveys on the territo-

встреч в Монголии) и распределены по довольно обширной территории без возможности выделения каких-либо очагов плотности. За пределами зоны контакта ареалов западных и восточных балобанов нет гнездовых группировок, в которых бы птицы с фенотипами *saceroides* были ближайшими соседями.

Флуктуации отдельных признаков в ареале балобанов достаточно широки, однако можно выделить некоторые из них, локализация которых в основной своей массе, ограничена географически.

Признак 3.1. – отсутствие уса – локализован преимущественно в популяции восточных балобанов в Арабо-Каспийском регионе (77% от общего числа встреч признака в ареале балобана). В качестве редкого признака проявляется в популяциях восточных балобанов в Алтае-Саянском регионе и Монголии (21%), а до 70-х гг. наблюдался в популяциях балобана, гнездящихся от Волги до Ишима. Признак 7.5. – поперечный рисунок на боках, штанах и подхвостье – локализован в двух изолированных популяциях в Алтае-Саянском регионе (90,2% от общего числа встреч признака в ареале балобана и 17% от общего числа встреч птиц с иными признаками в регионе) и Тибете (7,3% от общего числа встреч признака в ареале балобана и 100% от общего числа встреч птиц с иными признаками в регионе). Отдельные птицы наблюдались в Западной и Центральной Монголии (2,4% от общего числа встреч признака в ареале балобана и 2,0% от общего числа встреч птиц с иными признаками в регионе).

Признак 7.6. – рисунок на боках, штанах и подхвостье отсутствует – локализован только в Алтае-Саянском регионе.

Признак 8.1. – отсутствие светлого рисунка на хвосте – локализован только в крайних западных и крайних юго-восточных популяциях западных балобанов. Наиболее крайние восточные регистрации на западе ареала – 2 тушки птиц из бассейна Дона и бассейна Оки, добытых до 70-х гг. XX столетия. На юго-востоке ареала признак изолирован в расе соколов, населяющих Казахский мелкосопочник, а ранее наблюдался в Бетпак-Дале, вплоть до Чу-Илийских гор.

Признак 8.2. – центральные рулевые однотонные, светлый рисунок появляется в виде округлых пятен на крайних рулевых – локализован только в популяциях западных балобанов, но на всём протяжении ареала до Забайкалья включительно.



Монгольский балобан (*F. ch. progressus*) с отсутствием «уса». Фото Гомбобатара С.

*Mongolian Saker Falcon (F. ch. progressus) without moustache. Photo by Gombobaatar S.*

ry from the Volgograd district to the Altai Mountains, the author and colleagues have observed only 6 of these birds in mixed pairs with the native phenotype of Western Sakers (7.06% of the total number of counts of birds within the exclusive habitat of the Western Saker); in two cases, the nesting conditions were not quite typical of both forms: steppe of the Volgograd district (Karyakin et al., 2005a) and the subtaiga zone in the Tyumen district (Moshkin, 2009). Notably, if for the Volgograd district this refers to the gene pool infestation as a result of the birds released in the wild, in all the remaining cases the birds settled naturally from the Altai-Sayan mountain region westward along the forest-steppe zone. It is most likely that Siberian Saker Falcons remained and bred on the territory where their migration route to the wintering grounds in Western Kazakhstan lies. This is probably the reason why almost all the points of observation of Siberian Falcons breeding in pairs with Common Saker Falcons within the Common Saker breeding range are located along the line of the route of a bird which was tagged with a satellite transmitter and migrated from the Altai to the Trans-Ural region (Karyakin et al., 2005e).

It is likely that such migration of Siberian Falcons used to occur and still continues to occasionally occur, resulting in random deviations in the manifestation of progressive coloration of plumage in populations of Common Saker Falcons. It was mentioned by Dementiev (1951): “the deviations toward *saceroides* in terms of stronger or weaker development of transverse markings are significant; the cases of deviations

В ряде случаев по совокупности нескольких признаков можно с точностью свыше 70% локализовать область максимального распространения птиц, у которых эти признаки идут в паре. Например: 3.1 или 3.2 + 4.4 (соответственно, 90 и 70% встреч в Арабо-Каспийском регионе). Данная пара признаков определяет фенотип чинкового балобана, распространение которого ограничено преимущественно Арабо-Каспийским регионом. Внутри региона доля пары признаков 3.1+4.4 и 3.2+4.4 составляет, соответственно, 37,74% и 43,58% – в сумме 81,32% ( $n=257$ ). Остальные 18,68% имеют иной признак в паре с третьим или с четвёртым.

Таким образом, пространственный анализ всей совокупности восьми групп признаков позволяет выделить в ареале балобана 5 зон, в которых 70% особей являются типичными для того или иного ряда связанных признаков и практически все они приурочены к популяционным ядрам (рис. 11): обычновенный балобан (*F. ch. cherrug*) – 6 изолятов с численностью от 100 до 300 пар, в которых фенотипически близкие птицы составляют в сумме более 90%; чинковый балобан (*F. ch. aralocaspicus*) – один очаг обитания с численностью около 1500 пар, в котором фенотипически близкие птицы

among Western Sakers similar to those for the Siberian Saker are known: one bird with such deviations was collected in the Caucasus, another, in Austria (August 1, 1840, at Encendorf), the third, in Hungary (comitatus Tibar near Perez-Pusht, November 18, 1929); finally, in Kazakhstan, one of three nestlings that were taken from the same nest in the Sypsyn forest in 1937 was identical to *F. ch. saceroides*, while two others were typical *F. ch. cherrug*. The occurrence of birds with deviations of this type was described later, as well (Glutz von Blotzheim et al., 1971).

The manifestation of atavism is one of the hypotheses on the emergence of the falcons with *saceroides* characters in the Western Saker populations. Pfeffer (2009) believes that the Western Saker Falcons in adult plumage have lost the transversal pattern during the evolution, and the emergence of the characters of transversal bars on the upperbody of juvenile and adult birds has the atavistic nature, with accidental manifestation in the populations.

#### Genetics of the Western and Eastern Saker Falcons

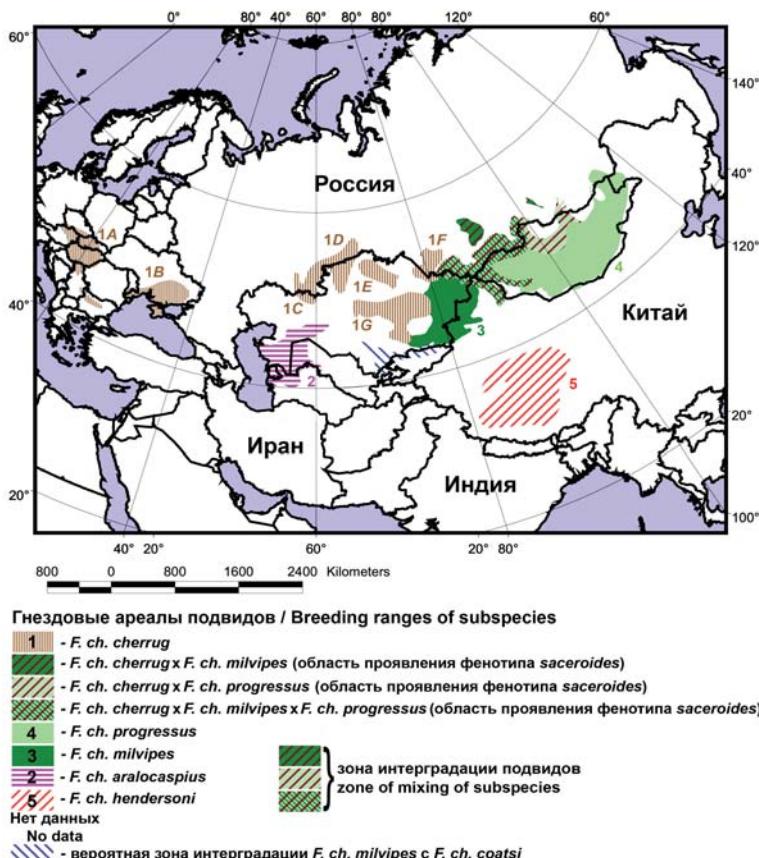
On the basis of the frequency of occurrence of birds with “*saceroides*” characters within the breeding range of the Western Sakers (see above), one may judge that the pair formation between the Western and Eastern Saker Falcons, including the Siberian Sakers from the Altai-Sayan zone of intergradations, obviously being an intermediary between them, is not the norm due to certain barriers such as behaviour, habitat etc.

Genetic studies once again confirm our conclusions that the crossbreeding between the Western and Eastern Saker Falcons beyond the zone where their breeding ranges overlap has random character.

In the large-scale study (Nuttinger et al., 2007), it was rather explicitly shown that the haplotypes of the Western Sakers are absolutely predominant over the entire northern area of the breeding range of the Saker Falcon, while the presence of haplotypes of the Eastern Saker Falcons is of random nature or is a mistake due to incorrect interpretation of the locations, where the samples were collected by the authors. In particular, the authors provide the data on the presence of 15% of haplotypes of Eastern Sakers for the Northern Kazakhstan (NKA region, fig. 15); meanwhile, the analysis of the table on the sample collection in this study allows concluding that no hap-

**Рис. 11.** Предварительная карта распространения разных подвидов балобанов на основании пространственного анализа совокупности 8 групп признаков.

**Fig. 11.** The preliminary map of distribution of different Saker subspecies on the base of spatial analysis of 8 groups of characters.



составляют 85%; монгольский балобан (*F. ch. progressus*) – один очаг обитания с численностью около 1500 пар, в котором фенотипически близкие птицы составляют 75%; тибетский балобан (*F. ch. hendersoni*) – один очаг обитания с численностью около 1000 пар, в котором фенотипически близкие птицы составляют 100% (к сожалению, крайне мало фактических данных); центральноазиатский балобан (*F. ch. milvipes*) – не явный очаг обитания, по сути являющийся продолжением Алтае-Саянского очага, с численностью около 500 пар, в котором фенотипически близкие птицы составляют 70%. Следует заметить, что ареалы центральноазиатского и монгольского балобанов в масштабах ареала вида являются самыми крупными: первый протянулся через горные системы от Юго-Восточного Казахстана до Восточного Саяна, включительно, второй – через степи Центральной Азии от Южного Алтая до Хингана, а в виде отдельных изолятов – до самого Приморья. Но при этом фактически треть территории ареала обоих подвидов лежит в зоне их наложения, где фенотипически чистые птицы составляют не более 20%, а остальные являются промежуточными между центральноазиатским и монгольским балобанами либо близки к обыкновенным балобанам (их мы относим к сибирским). Поэтому, если рассматривать ареалы подвидов в целом, то в очагах распространения фенотипически чистых особей обитает не более 40% в очаге ареала *milvipes* и не более 60% в очаге обитания *progressus*.

Центром территории, на которой проходит пересечение ареалов обыкновенного, центральноазиатского и монгольского балобанов, является Алтае-Саянский регион. Здесь сосредоточен один из крупных очагов обитания вида с численностью не менее 1500 пар, состоящий из крайней смеси фенотипов (рис. 10, 11). При этом, именно в Алтае-Саянской горной области, практически в центре очага максимальной плотности гнездования балобанов 4-х смешанных фенотипов (*cherrug*, *saceroides*, *milvipes* и *progressus*), появляются птицы, окраска которых сильно выделяется из типичных для вида схем:

1. Птицы с тёмной спиной и тёмным «шлемом» (верх головы, ус и шека тёмной окраски) и сильно развитыми чёрными каплевидными пестринами на светлой нижней стороне тела, переходящими в полосы на боках, штанах и часто – под-

лотypes of Eastern Sakers were observed in the Northern Kazakhstan at all. Almost all the samples of Saker Falcons from the Naurzum pine forest refer to haplotype H-1 from the group of haplotypes corresponding to the Western Saker Falcons. All the birds with haplotypes corresponding to the Eastern Saker Falcons originate from the breeding range of the Eastern Saker Falcons from the south of the Western Kazakhstan and from the Eastern Kazakhstan: F.c.che-89 – the Zaisan Depression, 1913, collection of the Zoological Museum, Moscow State University (no. 95290) and F.c.che-197 – the Kurchum Ridge, 1993, collection of R. Pfeffer – the breeding range of Centralasian Saker Falcons *F. ch. milvipes* with native phenotypes, F.c.che-195 – the Ustyurt Plateau, Kugusem natural boundary, 1993, collection of R. Pfeffer – the breeding range of Chink Saker Falcons *F. ch. aralocaspicus* with native phenotypes. The same conclusion follows from the analysis of the collecting grounds in the Southeastern Kazakhstan (SKA region, fig. 15). Two haplotypes of the Western Saker Falcon from the collection of R. Kenward in 1993 originate not from the mountainous part of the southeast of the area inhabited by *F. ch. milvipes*, but from the habitat of the Western Saker Falcons. These samples were collected by R. Pfeffer (pers. comm.) in the eastern Betpak-Dala desert 30 km westward from Lake Balkhash near the Chiganak village, within the range of *F. ch. cherrug*. Out of four collections from the South Central Asia (CAS region, fig. 15), only one was from the haplotype group of the Western Saker Falcons (F.c.che-343) – a bird from Turkmenistan, Badkhyz, 1951, collection of the Zoological Museum, Moscow State University (no. 96918); this was a non-breeding bird from the April collection (collection of G.P. Dementiev). Thus, one may state that the analysis of the haplotype distribution within the habitat of the Saker Falcon distinguished on the basis of mitochondrial DNA (Nittinger et al., 2007) allows precisely dividing the species distribution over the area from Hungary to Mongolia inclusive into the breeding range of the Western (Northern) and the Eastern (Southern) Saker Falcons (figs. 5 and 15).

The mixing of the Western and Eastern Saker Falcons has been definitely observed in Mongolia; however, this zone is not as wide as it may be concluded on the basis of study by Nittinger and co-authors (Nittinger et al., 2007). Approaching the sam-

хвостье. Этот фенотип был некогда описан как сокол Лоренца (*Falco [Hierofalco] lorenzi* Menzbier, 1900). Код фенотипа: 1.5+2.1+3.4+4.5+6.5+7.5+8.4.

2. Очень светлые птицы с чисто белым, без пестрин, низом и белой головой, охристой или серой спиной с практически белым поперечным рисунком. Код фенотипа: 1.5+2.4+3.3+4.5+5.4+6.5+7.6+8.4.

3. Полностью тёмные птицы чёрно-буровой окраски низа и верха тела, с рыжими полосами на подхвостье, а часто и штанах. Этот фенотип был некогда описан как алтайский сокол (*Falco [Hierofalco] altaicus* Menzbier, 1891). Код фенотипа: 1.1+2.1+3.4+4.2+5.4+6.1+7.5+8.1. Здесь следует добавить одну ремарку, что поперечная полосатость хвоста и спины у этой формы всё же имеется, но она проявляется только при выгорании оперения, что, в большинстве случаев, в поле незаметно. Но в популяции встречаются птицы, которые даже в новом пере имеют заметные рыжие или красновато-бурые пятна, формирующие рисунок на спине и хвосте. Мы их относим к этой же группе. Код фенотипа: 1.5+2.1+3.4+4.2+5.4+6.1+7.5+8.4.

В анализ разнообразия фенотипов в Алтае-Саянском регионе эти морфы включены, однако их статус обсуждается отдельно (см. ниже).

Анализ фенотипического разнообразия балобанов в Алтае-Саянском регионе уже предпринимался (см. Калякин, 2008; Калякин, Николенко, 2008), однако использовалось менее дробное разделение на фенотипы. Сибирские, центральноазиатские и монгольские балобаны были объединены в группу восточных под именем *milvipes*. Хотя уже в последней работе (Калякин, Николенко, 2008) была сделана попытка оценить доли встреч трёх базовых фенотипов: *cherrug*, *saceroides+milvipes* и *progressus*.

В Алтае-Саянском регионе в целом общий тон окраски взрослых птиц сильно варьирует, изменяясь от бурого однотонного, без кайм по краю кроющих и светлого рисунка из пятен на спинной стороне, с сильно развитой бурой пятнистостью на нижней стороне тела и полностью бурыми «штанами» (крайний вариант фенотипа *cherrug*), до сероватого, с сильно развитым охристым поперечным рисун-

ple distribution in Mongolia more seriously, the pattern is likely to be similar to that obtained on the basis of the analysis of the phenotype distribution. The individuals with haplotypes belonging to the Western and Eastern Saker Falcons will be dominating in the north and south of the country, respectively. Meanwhile, no individuals with the haplotypes belonging to the Western Saker Falcons will be recorded in the extreme east of the country at all.

An analysis of the data for the east of the Russian part of the range (SSI region, fig. 15) shows a similar pattern. For a point in Transbaikalia, the authors combined the samples from Dauria and Krasnoyarsk, despite the fact that the distance between these two collecting grounds is about 1,600 km (the same as the distance between Spain and Ukraine) and they belong to totally different climatic regions. The population in Dauria is formed by Mongolian Saker Falcons (*F. ch. progressus*); therefore, it is little wonder that all the samples from Dauria refer to the haplotype group of the Eastern Saker Falcons (*F.c.mil-7* and *F.c.mil-8*, Dauria, 2001, collection of A. Gamauf). The haplotype belonging to the Western Saker Falcons was revealed only in a bird originating from a place near Krasnoyarsk (*F.c.mil-330* – Krasnoyarsk, 1966, collection of the Zoological Museum, Moscow State University (no. 97697). In this region, *F. ch. cherrug* used to be the only breeding

Выходок балобанов, в котором один птенец с уклоном в сторону тёмной вариации *altaicus*, но далёкий от него по большинству признаков.  
Foto И. Калякина.

Brood of Sakers, in which one nestling is dark colored as *altaicus*, but does not have many other characters of this phenotype. Photo by I. Karyakin.



ком на спинной стороне, с белым низом, с редкими серыми пятнами каплевидной формы на груди и животе и поперечными – на «штанах» (фенотип *progressus*). На долю птиц с фенотипами *cherrug*, *saceroides*, *milvipes* и *progressus* приходится в сумме 78% встреч ( $n=436$ ). Чёткой географической локализации ни одного из 4-х фенотипов в масштабах региона нет, и особи первого (*cherrug*) и последнего (*progressus*) фенотипов равномерно «размазаны» среди доминирующих фенотипов *saceroides* – *milvipes* в пропорции 11, 20 и 47%, соответственно, причём, в группе *saceroides* – *milvipes* явно доминируют птицы фенотипа *saceroides* и близкого к нему (рис. 10), составляя в целом 26% от суммы встреч балобанов. Среди этих 4-х фенотипов встречаются птицы, которые имеют определённое отклонение в сторону фенотипа *altaicus*, характеризующиеся более насыщенными черноватыми тонами кроющих верха, ярко выраженным усом или тёмным верхом головы: среди птиц фенотипа *cherrug* их доля составляет 5%, среди фенотипа *progressus* – 10% и среди группы фенотипов *saceroides* – *milvipes* – 15%. Эти птицы имеют лишь ряд признаков *altaicus*, поэтому их невозможно однозначно отнести к ним. Среди *milvipes* и *progressus* выделяются птицы с отклонением в сторону очень светлой окраски, вплоть до белой – их доля в популяции 2%. У последних наблюдается отсутствие пятнистости на нижней стороне тела, замена охристой пятнистости на белую на верхней части тела, основной тон которой, как правило, серый или светло-серый. Наконец, 20% балобанов имеют сильное отклонение в сторону тёмной окраски верха и низа тела и близки к фенотипу *altaicus*. Доминирующий вариант данного типа окраски (без аномальных отклонений в сторону чёрного) характеризуется тёмно-буровой окраской, отсутствием поперечного светлого рисунка на верхней стороне тела и хвосте (рисунок имеется, но проявляется только при сильном выцветании оперения), широкими тёмными пестринами на нижней стороне тела, часто сливающимися и образующими сплошной фон, тёмной головой, щекой и затылком, ярко выраженным широким усом. Доля таких птиц в Алтае-Саянском регионе составляет 18%. Среди тёмных птиц попадаются соколы чёрной или тёмно-буровой, с насыщенным серым оттенком, окраски – их доля в популяции 2%. Лишь последних можно отнести к эталону *altaicus*, так как у них всегда отсутствует

subspecies, while recently this subspecies has not been breeding at all.

The elimination of the mistakes revealed in the survey by Nittinger et al. (2007) allows obtaining the pattern of distribution of haplotypes belonging to the Western and Eastern Saker Falcons that more corresponds to the reality (fig. 15).

### **The origin of the Western and Eastern Saker Falcons**

As already mentioned above, it was shown by analyzing the palaeo-ecosystems that there was no geographic isolation of the Gyrfalcon and Saker Falcon in the Middle and Late Pleistocene, and proto-falcons used to inhabit a vast territory of tundra-steppe (Potapov, Sale, 2005). It can be seen well in the reconstructed map of the paleo-ecosystem as of 20,000 years BP (Ray, Adams, 2001) (fig. 16). During that period, the breeding range of the proto-falcon covered the entire territory of Arctic and Alpine deserts and tundra, tundra-steppes and temperate steppe landscapes of North Eurasia and North America (Potapov, Sale, 2005) (fig. 17). Probably the proto-falcon range has split into the European and Asian part at the period of the Mammoth megafauna extinction – 12,000–9,000 years BP. With its formation having started 9,000–7,000 years BP, the taiga zone was gradually splitting the breeding range of the proto-falcon into the northern and southern parts (fig. 18). It is notable that the separation of the range was probably occurring more rapidly in the western half of Eurasia than in it was in the eastern half, where there remained a corridor, along which the populations of ancient falcons were exchanging genes. However, as early as 6,000 years BP the resultant taiga belt finally split the breeding range of the proto-falcon into the northern and southern parts; and by the Neogene maximum, when the forest zone had reached the Arctic Ocean, the proto-falcon was appreciably clearly evolved into two forms: the Saker Falcon and so-called ancient Gyrfalcon. The range of the ancient Gyrfalcon was fragmented and reduced to a narrow tundra belt, while large isolates of this form were retained in the mountains of the Central Asia, the range of the Saker Falcon being differentiated into separate steppe territories in Europe and Asia. Thus, at least five forms of large falcons evolving from the proto-falcon were formed in North Eurasia: the Laggar Falcon (*Falco jugger*), Western Saker Falcon, Eastern Saker Falcon,

светлая бровь и имеется хорошо развитый поперечный рисунок на подхвостье.

За рамками проведённого анализа остались популяции балобана, населяющие горы Южного Казахстана (как минимум, 105–145 пар по: Карякин и др., 2010а), Киргизстана (не более 50 пар, А.С. Левин, личное сообщение), Узбекистана (55–69 пар по: Атаджанов, 2002), Таджикистана (от 10 до 100 пар по: Dixon, 2009) и Туркменистана (24–34 пары по: Ефименко, 2010), где в сумме предполагается гнездование 244–398 пар, а также популяция Турции, в которой, по последним данным, численность балобана оценивается в 50 пар (Dixon et al., 2009).

### Обсуждение

#### Статус туркестанского и анатолийского балобанов

Для гор Средней Азии большинство авторов констатирует гнездование *F. ch. coatsi* (Атаджанов, 2002; Ефименко, 2010), но имеется указание на гнездование отдельных пар *F. ch. milvipes* (Ефименко, 2010). Однако, нет изображений соколов, полученных за последние 10 лет, поэтому невозможно привязать в ГИС материал по фенотипам балобанов, населяющих горы Средней Азии южнее Казахстана. Анализ тушек, хранящихся в коллекциях музеев России и Казахстана, даёт крайне противоречивый материал. Фактически большинство балобанов, добытых в горах Средней Азии, определены неверно, и их фенотип не соответствует описанию го-

лотипа *coatsi*. Практически единственным ключевым признаком, по которому коллекционеры относили добытых птиц к туркестанскому балобану, являлась рыжая окраска верха головы. Однако, вариации окраски спины и рисунка на нижней части тела варьировали от характерных для западных балобанов до типичных для крайне прогресивных восточных (*progressus* и *hendersoni*). Л.С. Степанян (1990) видимо не стал с этим разбираться, и внёс путаницу в описание туркестанского балобана, написав, что окраска спины *coatsi* варьирует от однотонной бурой без рисунка до тёмно-бурой с красновато ржавчатыми каймами перьев и развитием попереч-

Southern Gyrfalcon, and Northern Gyrfalcon (fig. 18). It is very likely that the Eastern Saker Falcons, which were isolated in Asian steppes, appreciably widely crossbred both with the remaining populations of the ancient Gyrfalcons and with the European Saker Falcons, having formed a number of hybrid populations in the contact areas. In this connection, the breeding between the Western and the Eastern Saker Falcons was minimal due to the impact of a number of ecological factors, while the ecological barriers between the Eastern Saker Falcons and ancient Gyrfalcons barriers were gradually obliterated. According to the hypothesis proposed by Pfeffer (2009), the Western Saker Falcons adapted to nesting on trees, widely inhabited the forest-steppe, and became real migrants. The Eastern Saker Falcons, remaining predominantly cliff-nesting and sedentary, have factually assimilated the Southern Gyrfalcons, since the connection between the Southern and Northern populations of Gyrfalcons is most likely to have been irrevocably lost.

Thus, splitting into the species took place quite recently and could not result in deep differentiation of the Laggar Falcon, Western and Eastern Saker Falcons and Gyrfalcons. In captivity, the Gyrfalcon and both forms of the Saker Falcon and Laggar Falcon can freely interbreed, producing the fertile posterity. As a result, the Saker Falcons, Gyrfalcons and Laggar Falcon are separate species only in terms of the geographic criterion, while the Western and Eastern Saker Falcons are currently forming a wide hybridization zone in Central Asia. It seems that today we observe the signs of four forms evolving from the proto-falcon as the Common Saker Falcon inhabiting the forest-steppe, the Eastern Saker Falcons widely inhabiting arid mountains from Turkey to Mongolia, the remnants of the Southern Gyrfalcons assimilated by the Sakers in mountain systems in Central Asia (Tibetan and Mongolian Sakers, and partly, the so-called Altai Sakers, which recorded in the most heterogeneous Altai-Sayan enclave of the Saker range), and Northern Gyrfalcons inhabiting Arctic tundra and forest-tundra regions.

When considering the *Hierofalco* complex, it is conventional to regard the Gyrfalcon and Saker Falcon (the Western and Eastern Sakers together) as different species. Meanwhile, the Eastern Saker Falcons, being a certain intermediate form between the Western Sakers and Gyrfal-

Туркестанский балобан (*F. ch. coatsi*) из коллекции зоомузея МГУ.  
Фото Р. Штарёва.

Turkestan Saker Falcon (*F. ch. coatsi*) from the collection of the Zoological Museum of MSU.  
Photo by R. Shtarev.



ного рисунка, образованного охристыми пятнами или полосами. Хотя Г.П. Дементьев (1951), описавший этот подвид, достаточно чётко указал его характерные признаки: «по окраске туркестанский балобан близок к *F. ch. saceroides*, но более ярок; темя у взрослых с кирпично-рыжеватым или красновато-винным налётом (в свежем пере); спинная сторона темней, чем у сибирских птиц – тёмно-бурая и с большим развитием сероватого налёта; светлые пестрины на спинной стороне ярче, не охристо-рыжеватые, а красновато-рыжие; попечечный рисунок на спине, плечах, крыльях – как у *saceroides*, пятна на брюшной стороне тёмно-бурые, более насы-

тых».

cons, are much closer to the Gyrfalcons both in terms of morphology and ecology, and very often behave with respect to Western Sakers as independent species. Therefore, it would be more correct to differentiate the Saker Falcons into two species: the Western Saker (*Falco cherrug*) and the Eastern Saker (*Falco milvipes*). Genetic studies confirm this differentiation, since the Eastern Sakers have haplotypes belonging to the Western Sakers and Northern Gyrfalcons.

The Tibetan Saker, which possibly illustrates the plumage characters of proto-falcons, is likely to be the most archaic form among the Eastern Saker Falcons, in which the majority of the “Gyrfalcon” features (dark crown and barred undertail coverts) are retained.

#### **What is the possibility for subspecies differentiation among the Western Saker Falcons?**

The occurrence of different subspecies within the range of the Eastern Sakers is evident and results from the dominance of particular phenotypes in the limited geographic regions with their unique landscapes, the birds having adapting during the thousands of years to living in these conditions. Meanwhile, the existence of subspecies among the Western Saker Falcons, which inhabit homogeneous, predominantly forest-steppe, habitats over the area stretching from Hungary to Transbaikalia is open to question. First, the birds from the western and eastern parts of the range of the Western Saker Falcons are very similar in terms of their plumage characters, and it is an appreciably difficult task to reveal any differences in their phenotype. Second, it seems that the gene transfer between the western and eastern populations of the Western Saker Falcons was considerable up until recently, until the species has vanished in a vast part of European Russia.

According to the results of the project on tagging Hungarian Saker Falcons with satellite transmitters, the eastward movements of juvenile birds are considerable, some of them reaching the Volga region and Western Kazakhstan (Conservation..., 2010). Unfortunately, the degradation of populations of the Western Saker Falcon in Eastern Europe has recently become so wide that even upon a very distant migration of Western Saker Falcons eastwards from population centers in Hungary and Ukraine and westwards from populations in Siberia

Западные балобаны, определённые как туркестанские, из коллекции зоомузея МГУ. Фото Р. Штарёва.

Western Sakers, being identified as Turkestan Sakers from the collection of the Zoological Museum of MSU.

Photos by R. Shtarev.



шеннного тона, чем у *saceroides*». Р. Пфеффер (2009) в качестве типичного варианта окраски *coatsi* приводит птиц с достаточно выраженным, хотя и не очень контрастным светлым поперечным рисунком верха с сильным серовато-сизым оттенком, рыжей окраской темени, ярким тёмным и узким усом и светлым низом, лишь с намечающимся поперечным рисунком на штанах.

В свете этого совершенно непонятно, почему к этому подвиду отнесены балобаны с однотонной окраской верха, лишь с намечающейся рыжей окраской головы (часто отдельных перьев головы).

В настоящее время невозможно даже с привлечением коллекционных материалов составить представление о том, какую область точно заселяет туркестанский балобан, и где находится (находилось) популяционное ядро особей этого фенотипа. Возможно, что в качестве голотипа была описана промежуточная форма между *F. ch. milvipes* и *F. ch. aralocaspicus*, либо некая переходная форма от *F. ch. hendersoni* к *F. ch. milvipes*, но это тоже лишь из разряда домыслов.

Учитывая достаточно обширную область распространения, приписываемую туркестанскому балобану, которая охватывает горные системы от Карагату до Кугитанга и Эльбурса (Пфеффер, 2009), можно предположить, что на какой-то части этой территории определённо могут быть встречены фенотипически чистые особи, отличающиеся от соседних чинкового (на западе) и центральноазиатского (на востоке) подвидов. Следовательно, пока вопрос о существовании в настоящее время этого подвида остаётся открытым.

В Турции балобан гнездится изолировано, и можно предполагать его близость лишь с *coatsi*, опираясь на возможность сообщения их ареалов в прошлом в виде узкого коридора через горные районы, раскинувшиеся южнее Чёрного и Каспийского морей. Первое приближённое описание этой формы дал Р. Пфеффер (2009), но подвид до сих пор остаётся неописанным. Тем не менее, исключать его существование никак нельзя, так как коллекционные экземпляры соколов из Анатолии действительно по ряду признаков отличаются от *coatsi* и тем более – от *cherrug*, и могут быть с уверенностью отнесены к группе восточных балобанов.

На основании всего вышесказанного итоговая карта ареала балобана может быть поделена на 7 подвидов (рис. 12), 2 из которых (туркестанский и анатолийский

и северо-западный Казахстан) есть extremely little chances for them to meet with each other with the possibility of successful pairing. The degradation of populations of Western Saker Falcons in Eastern Europe has revealed two explicit populations of the species: the European and Asian. During the past 30 years, a wide zone, which the Saker Falcon is not inhabiting, has formed between them; the range virtually split into two large enclaves. The number of the Saker Falcon was decreasing due to an increase in the gap between these enclaves, which implies that the populations between them are supported at the expense of the falcons precisely from these enclaves. The analysis of phenotypes has shown a certain difference between the birds from the western and eastern enclaves ( $1.1+2.3+3.3+4.1+5.2+6.2+7.1+8.2$  is the code of western phenotype and  $1.1+2.4+3.2+4.4+5.1+6.3+7.1+8.2$  is the code of eastern phenotype); however, the distinctions turned out to be extremely unreliable because of small sampling. Nevertheless, taking into account the population dynamics and splitting of the range into two parts, the species exchange between these two parts being minimal, one may assume the subspecies independence of Sakers inhabiting Europe and Asia. Not so long ago the Common Saker Falcon was regarded as two subspecies: Common or Volga *F. ch. cherrug* and European *F. ch. danubialis* (Dementiev, 1951). It is probably more correct than uniting it into one subspecies.

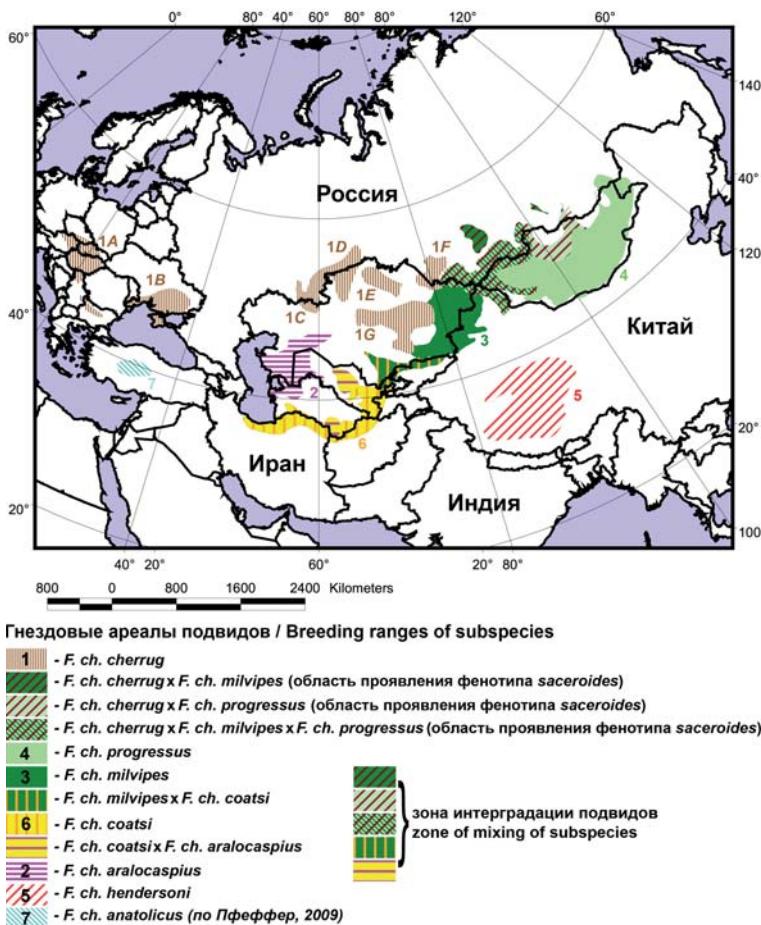
## Conclusion

The spatial analysis of the distribution of Saker Falcons of different phenotypes allows drawing the conclusions as follows.

1. The breeding range of the so-called Western Sakers, which are characterized by brown coloration of plumage without transverse markings on the upperparts, flanks, and trousers, and a weak age dimorphism, extends over the entire range of the species in Eurasia in form of a narrow belt, predominantly in the forest-steppe area.

2. The breeding range of the so-called Eastern Sakers, which are characterized by the variation of plumage, the presence of transverse bars on the upperparts, flanks, and trousers, and a developed age dimorphism, covers the desert and semidesert zones and the most part of mountain systems in Asia from Turkey in the west to Primorye in the east.

3. The Western Sakers intergrade with



**Рис. 12.** Итоговая карта распространения разных подвидов балобанов.

**Fig. 12.** The final map of distribution of different Saker subspecies.

балобаны) требуют дальнейшего изучения, а последний и определения подвидовой самостоятельности.

#### Статус алтайского сокола

Г.П. Дементьев (1951), характеризуя географическую изменчивость балобанов, писал, что «в систематическом отношении балобаны весьма близки к кречетам и, в сущности, в морфологическом отношении все формы этих соколов, от западных (европейских) балобанов, через центральноазиатских (монгольских и тибетских), до арктических кречетов представляют один непрерывный ряд вариаций окраски и размеров, причём промежуточным звеном между кречетами и балобанами служит алтайский кречет». В своих ранних публикациях Г.П. Дементьев считал, что «в сущности, было бы вполне справедливым считать балобанов и кречетов за один вид, если бы не тот факт, что ареал алтайского кречета по крайней мере частично совпадает с ареалом балобана». Однако позже, пересмотрев свои взгляды на ал-

the Eastern Sakers only in the eastern part of the range with the formation of mixed populations in a narrow zone of contact, predominantly located in mountain depressions at the junction between forest-steppe and steppe at the Russia – Mongolia border. However, these forms either do not encounter on the major part of this range, or the zone of their contact is so negligibly small that the proper breeding groups can be formed.

4. The Western Saker Falcons are appreciably homogeneous within the entire range, while at least 5 clearly distinguishable races can be isolated among the Eastern Saker Falcons. Moreover, for two of those – the Chink and Tibetan Saker Falcons – the exclusive purity of phenotype in their populations can be claimed.

5. It is the zone of contact between the Western and Eastern Saker Falcons in the center of the area with the maximum density of both subspecies and the birds with mixed phenotypes (in the Altai-Sayan region) where the group of phenotypes of the “Altai Falcon” emerges, which is not typical of any other population of the Saker Falcons from other parts of the species range. The reason for this phenomenon lies in genetic heterogeneity of populations that formed at the junction of ranges of the Western and Eastern Saker Falcons (actually, in the center of the proto-falcon range, which inhabited Northern Eurasia several thousand years ago).

Варианты тёмной окраски балобанов (*Falco cherrug* фенотип *altaicus*). Взрослая птица из питомника в Великобритании (слева) и молодая птица из питомника «Алтай-Фалкон» в Алтайском крае (справа). Фото И. Карякина и И. Смелянского.

Variants of dark colouring of Sakers (*Falco cherrug* phenotype *altaicus*). Adult bird is from a British falcon center (left) and young bird from the “Altai-Falcon” Center in the Altai Kray (right).  
Photos by I. Karyakin and I. Smelyanskiy.



тайского кречета, он свёл его к монгольскому (центральноазиатскому) балобану *F. ch. milvipes* (Дементьев, Шагдарсурен, 1964).

Аналогичных взглядов касательно алтайского кречета придерживался Л.С. Степанян (1990), который всех светлых и тёмных птиц относил к *F. ch. milvipes* – «популяциям северо-восточной части ареала вида свойственно явление морфизма, проявляющееся в существовании светлой (обычной по типу окраски) и тёмной (меланистической) морф». По его мнению, диморфные популяции географически достаточно чётко локализованы.

Несмотря на то, что Ч. Вори (Vaurie, 1961, 1965) определил алтайского сокола (*F. altaicus*) в самостоятельный вид, эта форма в таком статусе не была принята многими западными исследователями. В первой мировой сводке по хищным птицам алтайский сокол фигурирует в статусе подвида кречета (Brown and Amadon, 1968), Р.М. Де Шаунси (Schauensee, 1984) считает алтайского сокола видом-двойником балобана, Дж. МакКиннон и К. Филиппс (Mackinnon, Phillipps, 2000) считают его подвидом балобана, Д. Форсман (Forsman, 2007) алтайского сокола приводят в статусе самостоятельного вида. При этом, практически все авторы базируются лишь на описаниях нескольких экземпляров, опубликованных в англоязычной литературе.

Описание алтайского сокола на английском языке, основанное на переводах работ П.П. Сушкина и анализе музеиных экземпляров, сделал Д. Эллис (Ellis, 1995). Им был обработан обширный материал из музеиных коллекций, в результате чего проанализировано 53 тушки, определённых как алтайские соколы, как минимум 2 из которых были неправильно определённые кречеты, многие являлись типичными балобанами, но 34 птицы (ядро группы) оказались соколами «алтайских» фенотипов. Какого-то определённого устойчивого типа в группе алтайских соколов не выявлено – все алтайские соколы и балобаны, близкие к ним по окраске, были разделены на 19 морфологических классов. По мнению автора, область распространение соколов алтайских фенотипов ограничена более узко, чем это предполагалось ранее, в основном горами Алтая и Саян. Д. Эллис (Ellis, 1995) предположил вероятность проявления фенотипов «алтайских соколов» в результате гибридизации кречетов и балобанов, что в дальнейшем, по мнению автора, должны подтвердить генетические исследования. Однако генетические исследования не при-



Птенцы тёмной окраски у пар балобанов, в которых оба партнёра алтайских фенотипов.  
Фото И. Калякина.

*Nestlings of dark morph, of which both parents are of "Altai" phenotypes. Photos by I. Karyakin.*

несли ожидаемых результатов. При очень слабой генетической дифференциации соколов группы *Hierofalco* гаплотипы проанализированных двух алтайских соколов растворились среди большого количества гаплотипов восточных балобанов (Nittinger et al., 2007).

Исследования Е. Потапова с соавторами (Potapov et al., 2002) показали редкие встречи алтайских соколов среди балобанов как в степных районах Монголии, так и в высокогорьях Монгольского Алтая. Проанализировав плотность встреченных птиц и площадь возможных местообитаний в высокогорьях Монгольского Алтая, авторы пришли к выводу о невозможности существования на Монгольском Алтае ал-



Группа алтайских соколов из коллекции П.П. Сушкина, добытых в июне 1914 г. в Русском Алтае. F – взрослый самец фенотипа *lorenzii* был добыт, и пять его птенцов забраны из гнезда и сколлектированы по мере их гибели в условиях неволи. E – самка из выводка была сделана осенью 1914 г. в ювенальном оперении. A – самка второго года шоколадной морфы из коллекции ЗИН №127699. B – самка шестого года красноспинная морфа из коллекции ЗИН №127704. C – самка шестого года серой морфы из коллекции ЗИН №127703. D – самка пятого года бурой морфы из коллекции ЗИН №127702. E – самка первого года жизни из коллекции ЗИН №127698. F – взрослый самец серой морфы из коллекции ЗИН №127697 (Ellis, 1995).

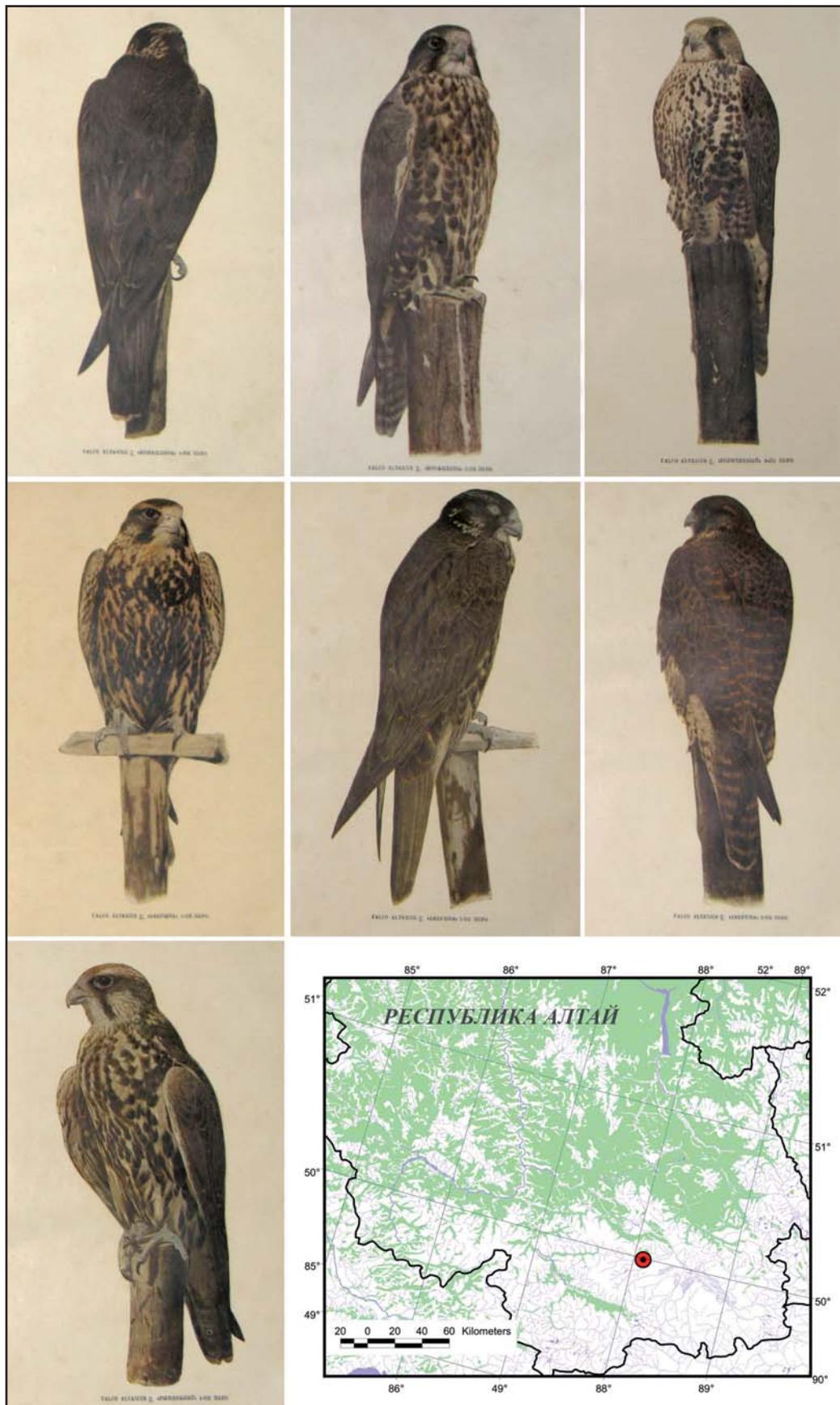
*Family of Altai Falcons collected by Sushkin in June 1914 in the Russian Altai mountains. F – adult male phenotype *lorenzii* and their five nestlings. E – female was sacrificed in autumn 1914 to document juvenile plumage. Other specimens were preserved as they died. A – second year female, gray morph, ZIAS 127699. B – sixth year female, red-backed morph, ZIAS 127704. C – sixth year female, gray morph, ZIAS 127703. D – fifth year female, brown morph, ZIAS 127702. E – first year juvenile female, ZIAS 127698. F – adult male, gray morph, ZIAS 127697 (Ellis, 1995).*

тайского сокола в качестве самостоятельного вида (Fox, Potapov, 2001). Впоследствии (Potapov, Sale, 2005), после анализа первоописания алтайского сокола, был сделан вывод о непригодности описания

этого таксона в свете требований Кодекса зоологической номенклатуры (Международный кодекс..., 2004). Серия синтипов (это добытый П.П. Сушкиным выводок и один из родителей), хранящаяся в коллек-

Птенцы «алтайского сокола», скомпилированные П.П. Сушкиним в гнезде на Кушкануре: вверху слева – птенец «монашенка» в 1-м пере, вверху в центре – во 2-м пере, вверху справа – птенец «коричневый» во 2-м пере, в центре слева и в центре – птенец «бабушка» в 1-м пере, в центре справа – птенец «бабушка» во 2-м пере, внизу слева – птенец «рыженький» в 1-м пере. Изображения с гравюры, опубликованных в книге П.П. Сушкина «Птицы Советского Алтая». Т. 1. 1938. Внизу справа – место добычи выводка.

Nestlings of "Altai Falcon" collected by Sushkin in the nest at the Kushkunur river: upper left – the nestling "Monashenka" in the juvenile plumage, upper center – it in the adult plumage, upper right – the nestling "Korichnevyy" in the adult plumage, middle left and in the center – the nestlings "Babushka" in the juvenile plumage, middle right – it in the adult plumage, bottom left – the nestling "Ryzenky" in the juvenile plumage. Images are made from the engravings, published in the book of Sushkin "Birds of Russian Altai". V. 1. 1938. Bottom right – the place of the brood origin.



циях ЗИН РАН, которая была использована П.П. Сушкиным (1938) и впоследствии Эллисом (Ellis, 1995), содержит особи, относимые к разным видам, что противоре-

чит статусу «вида».

Несмотря на это, ряд российских орнитологов считает так называемого «алтайского балобана» самостоятельным видом



Балобан светлого алтайского фенотипа *lorenzi* у гнезда. Республика Тыва.  
Фото И. Калякина.

Saker of pale Altai phenotype *lorenzi* near the nest. Tyva Republic.  
Photo by I. Karyakin.

al., 2002) либо проявление генов реликтовой популяции соколов, населявших некогда горные области Центральной Азии (Мосейкин, 2001б; Пфеффер, 2009), но никак не самостоятельный подвид или, тем более, вид. В настоящее время накопился достаточно серъёзный материал по регистрациям «алтайских соколов», который рассмотрен в пространственном анализе фенотипов балобана.

Что же такое «алтайский сокол»? Под этим названием принято объединять соколов двух типов окраски, полностью тёмной, описанной как собственно алтайский сокол *Falco [Hierofalco] altaicus* Menzbier, 1891, и со светлым низом и тёмной головой («шлемом»), описанной как сокол Лоренца *Falco [Hierofalco] lorenzi* Menzbier, 1900. То, что сокол Лоренца есть один из вариантов взрослой окраски алтайского сокола, доказал П.П. Сушкин (1938), добывший взрослого самца фенотипа *lorenzi* и вырастивший пять его птенцов (все оказались самками), один из которых был сколлектирован в ювенильном пере в 1914 г., остальные в 1915–1919 гг. во взрослом наряде.

Таким образом, можно констатировать факт, что алтайский сокол во взрослом пере распадается на две морфы со

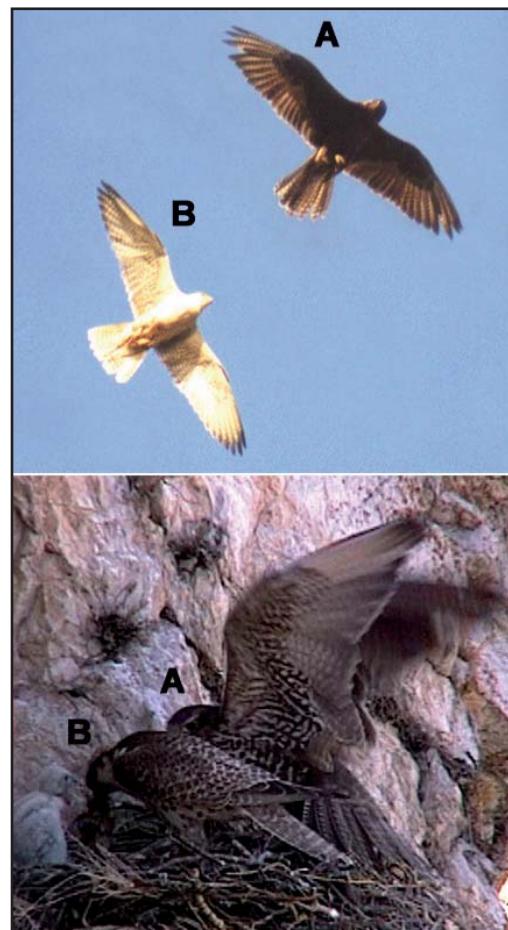
Самки тёмных балобанов фенотипа *altaicus* образуют смешанные пары, как правило, с более светлыми самцами фенотипов *lorenzi*, *milvipes* или *progressus*.  
Фото И. Калякина.

Dark colored female Sakers phenotype *altaicus* breed usually in mixed pairs with more pale colored males phenotypes *lorenzi*, *milvipes* or *progressus*.  
Photos by I. Karyakin.

— алтайским соколом или алтайским кречетом (*Falco altaicus*) (Мосейкин, 2001а, 2001б; Коблик и др., 2006).

Исследования последних лет ещё раз показывают несостоительность этих взглядов. Учитывая регулярное появление птенцов с фенотипом «алтайского кречета» в парах соколов с фенотипом «сибирского балобана» и/или «монгольского балобана», предлагалось расценивать это как морфизм окраски (Котс, 1948; Калякин, Николенко, 2008), гибридизацию с северными кречетами (Ellis, 1995; Fox, Potapov, 2001; Potapov et

светлым низом (*lorenzi*) и с тёмным низом (*altaicus*). Оба варианта окраски проявляются при линьке очень тёмных, практически чёрно-бурых, молодых птиц. При этом, существует целый ряд промежуточных вариантов взрослого наряда, в которых на чёрно-буровой, бурой с явным сизым отливом или серой спине имеется рыжий или красно-буровый рисунок, от частых крапин по всей спине (как у арктических кречетов *Falco rusticolus*), до чёткого поперечного рисунка (как у монгольского и тибетского балобанов). Всех этих птиц объединяет тёмный «шлем» и полосатое подхвостье. Однако, не все тёмные птицы или птицы со «шлемом» имеют поперечно-полосатый рисунок на подхвостье. Более часто среди тёмных соколов встречаются птицы с однотонно светлым подхвостью либо со светлым подхвостью и тёмными продольными стволовыми пятнами на перьях подхвостия. Наиболее частым признаком, отличающим тёмных птиц от классического варианта «*altaicus*», является светлая бровь, как правило идущая в паре со светлым подхвостью. Как уже отмечалось выше, отклонения в сторону тёмной окраски могут быть замечены среди всех фенотипов балобанов, населяющих Алтай-





Самка алтайского балобана (вверху) в паре с типичным монгольским балобаном (в центре) и их птенцы (внизу). Республика Алтай.

Фото И. Калякина.

Female Altai Falcon (upper) in the pair with typical Mongolian Saker (center) and their nestlings (bottom). Altai Republic.  
Photos by I. Karyakin.

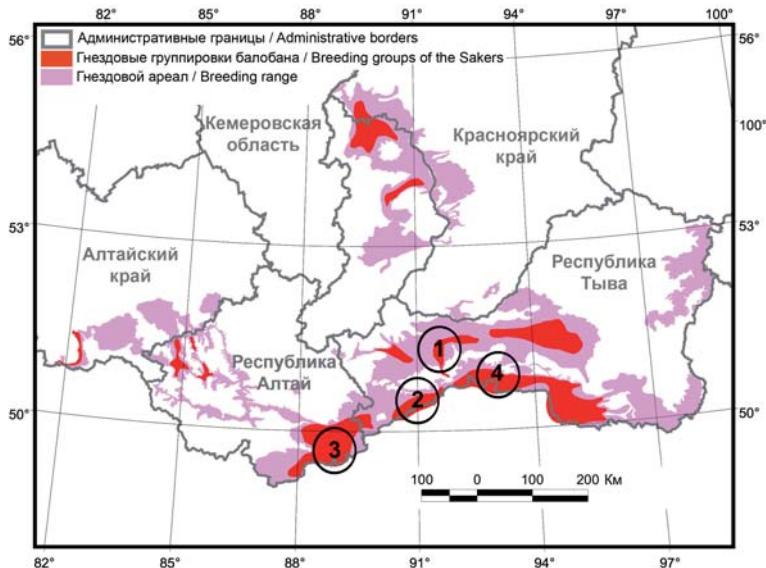
Саянский регион. Следовательно, устойчивого фенотипа алтайского сокола не существует. И даже если в какой-то локальной гнездовой группировке может быть встреченено до 30% птиц с признаками «алтайского сокола» (например, Западный Танну-Ола), то основная масса этих птиц будет иметь ряд признаков, по которым их можно достаточно легко отличить друг от друга.

Пространственный анализ показал отсутствие фенотипически чистого популяционного ядра этой формы даже там, где она наиболее часто проявляется в Алтай-Саянском регионе – на Танну-Ола, Сайлюгеме и в верховьях Алаша. Тёмные птицы одинаковой окраски встречаются очень редко и в большинстве случаев их участки разделены друг от друга десятками километров. Гораздо более часто встречается вариант окраски «сокола Лоренца», но в масштабах всей популяции вида, всё-таки, тоже крайне редко. За 12 лет работы в Алтай-Саянском регионе так и не было обнаружено группировки, в которой хотя бы близкие фенотипически «алтайские со-

колы» были ближайшими соседями.

Анализ регистрации балобанов с фенотипом «алтайского сокола» позволяет говорить, что он проявляется не только у потомства пар, которые имеют хоть какие-то признаки «алтайского сокола», но и у фенотипически чистых *saceroides*, *milvipes* и *progressus*. Среди молодых балобанов в Алтай-Саянском регионе тёмные птенцы встречаются в 20% выводков, причём в большинстве случаев выводки смешанные и лишь 1 птенец является тёмным. В таких выводках в 47% пар один из родителей является тёмным или имеет фенотип сокола Лоренца либо имеет переходный тип окраски от *saceroides*, *milvipes* или *progressus* к тёмному, в 20% пар родители имеют классическую окраску *milvipes*, в 8% – *progressus* и в 23% – окраску *saceroides*. Только у 2% тёмных пар все птенцы в выводке были тёмные (Карякин, Николенко, 2008).

Теперь о местообитаниях. Представление о приуроченности алтайских соколов к высокогорной зоне родилось и укоренилось в литературе после работы П.П. Сушкина (1938), который их обнаружил в Юго-Восточном Алтае, где отсутствует лесной пояс, разделяющий открытые ландшафты Чуйской степи и высокогорий окружающих её хребтов. Однако никто из авторов, цитировавших работы П.П. Сушкина, не анализировал, где конкретно были сделаны находки. А это было на Тархате и Кушкунуре, в месте выхода рек из ущелий в Чуйскую степь. П.П. Сушкин (1938) очень хорошо описал гнездо на Кушкунуре, в котором он добыл самца и пять птенцов алтайского сокола, а также точно указал место обнаружения гнезда на Тархате. Здесь, кстати, до сих пор гнездятся балобаны с «алтайскими» фенотипами, но к высокогорьям (понимая их как набор высотных поясов от субальпийского и выше – по: Огуреева, 1980) обе точки никакого отношения не имеют и лежат на высотах 2010 и 2060 м над уровнем моря. Балобан в Юго-Восточном Алтае гнездится и на больших высотах и в большинстве случаев гнездящиеся на этих высотах птицы относятся к фенотипической группе *milvipes* – *progressus*. В.Н. Мосейкин (2001б), идя на поводу у укоренившегося в литературе мнения о приуроченности алтайских соколов к высокогорьям, написал, что «при полевых исследованиях, проведённых в регионах Русского Алтая при поддержке NARC УАЕ, выяснилось, что на период гнездования кречетоподобные



**Рис. 13.** Ареал и наиболее плотные гнездовые группировки балобанов в Алтай-Саянском регионе. Цифрами обозначены зоны наиболее частого появления смешанных выводков с птенцами фенотипа «алтайского сокола» у пар балобанов других фенотипов.

**Fig. 13.** Distribution and the densest breeding groups of Sakers in the Altai-Sayan region. Numbers indicate the zones of the most registrations of mixed broods, containing nestlings phenotype *altaicus*, that are produced by pairs of Sakers another phenotypes.

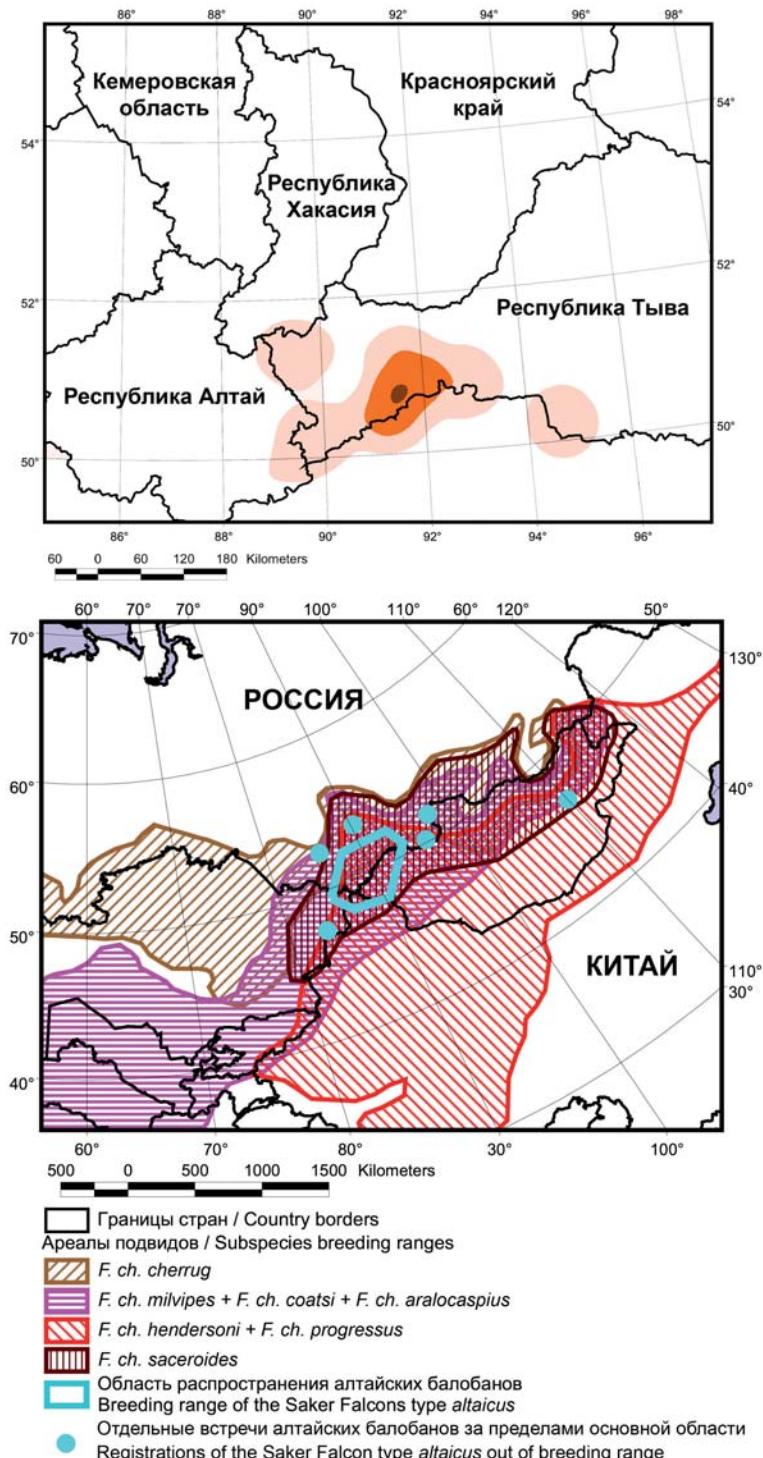
соколы локализуются в труднодоступных районах горных тундр с высотными поясами 2000–2800 м, которую обычные балобаны избегают». Но надо отметить, что горные тундры на Русском Алтае лежат и в более высоком высотном диапазоне, при этом в Алтай-Саянском горном узле, на стыке Алтая, Тувы, Монголии, Китая и Ка-

захстана, балобаны (фенотипов *milvipes* – *progressus*) гнездятся на всём диапазоне высот вплоть до ледников, где, наряду с бородачами (*Gypaetus barbatus*) и беркутами (*Aquila chrysaetos*), являются часто единственными представителями хищных птиц своего размерного класса. Позже, уже в соавторстве с Д. Эллисом и М. Винком, В.Н. Мосейкин публикует информацию о том, что «алтайские соколы» локализованы в тайге Алтая (Moseikin, Ellis, 2004; Ellis et al., 2007). Р. Пфеффер (2009), ссылаясь на личное сообщение В.Н. Мосейкина, пишет, что «алтайский сокол 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». Под тайгой В.Н. Мосейкин подразумевает нагорные лиственничники, обрамляющие степные долины в Центральном Алтае и составляющие лесной элемент своеобразной, характерной для Внутренней Азии лесостепи (Банникова, 2003). Лесостепной характер этих лесов подчеркивается тем, что, наряду с «нормальными» и «алтайскими» балобанами, в них гнездятся такие несвойственные таёжной фауне хищники, как могильник (*Aquila heliaca*) и степной орёл (*Aquila nipalensis*). В настоящей же тайге Алтай-Саянского региона балобан отсутствует. Из крупных соколов в ней обитает только сапсан (*Falco peregrinus*),

Смешанные выводки с птенцами фенотипа «алтайского сокола». Цифрами обозначены зоны, в которых они были сфотографированы, соответствующие зонам на рис. 13.  
Фото И. Карякина и Э. Николенко.

Mixed broods with nestlings phenotype *altaicus*. Numbers indicate the zones, where broods have been photographed, and correspond to those in fig. 13.  
Photos by I. Karyakin and E. Nikolenko.





**Рис. 14.** Распространение балобанов с фенотипами «алтайского сокола» (внизу) и плотность регистраций этих птиц в основной зоне их встреч в Алтае-Саянском регионе (вверху).

**Fig. 14.** Distribution of Sakers phenotype *altaicus* (bottom) and the density of their registrations in the main area of their habitat in the Altai-Sayan region (upper).

населяющий здесь приречные скалы.

Обращает на себя внимание полное отсутствие в публикациях В.Н. Мосейкина и соавторов фотографий фенотипически чистых «алтайских соколов» в природе, хотя вообще они приводят много фотографий балобанов. Учитывая это, можно сделать

вывод, что их утверждения о существовании на Алтае некоего очага, где сохранился в чистом виде «алтайский сокол», не более чем предположение, которое нуждается в дополнительных доказательствах.

Основная масса встреч алтайских соколов сосредоточена в сухих предгорьях Танну-Ола, в зоне достаточно плотного гнездования балобана фенотипов *saceroides* – *milvipes* – *progressus*. В более высоких открытых ландшафтах, где пустынно-степные сообщества сменяются петрофитными степями, а затем и горными тундрами, плотность балобанов падает в десятки раз, как и встречаемость среди них птиц с алтайскими фенотипами. При построении карты плотности по точкам всех встреч алтайских соколов (рис. 14) Сайлюгемский очаг, где этих птиц описал П.П. Сушкин, как и большая часть Юго-Восточного Алтая, выпали из формирующегося контура максимальной плотности, так как здесь было зарегистрировано менее 10% от общей суммы встреч алтайских соколов. Таким образом, представление о сосредоточении алтайских соколов в высокогорьях или тайге Алтая и Саяна – недоразумение, связанное с неточными характеристиками биотопов и некритическим цитированием.

Из трёх версий появления в ареале восточных балобанов соколов с алтайскими фенотипами наименее реальной выглядит версия естественной гибридизации балобана и кречета, хотя именно она имеет наиболее широкое распространение в среде специалистов. В этом случае предполагается, что часть кречетов, зимующих в ареале балобана, остаётся после зимовки и формирует пары с балобанами. Птенцы с алтайскими фенотипами в выводках балобанов как алтайских, так и обычных фенотипов, не такое уж и редкое явление, а следовательно и арктические кречеты в парах с балобанами должны быть нередки. Как минимум, встречи таких пар не должны носить исключительный характер при наблюдаемой частоте проявления фенотипов «кречетов» в выводках балобанов. Если бы явление формирования пар арктических кречетов с балобанами носило неслучайный характер, оно не могло бы остаться незамеченным при масштабном обследовании региона. Но за 12 лет исследований так и не был получен фактический материал о пребывании кречета в смешанных парах с балобанами. Из более чем 400 особей, встреченных в Алтае-Саянском регионе за этот период,

только две могли быть приняты за кречетов (у нас возникло сомнение в их видовой принадлежности). Но и они были всё-таки определены как балобаны алтайских фенотипов, так как их птенцы ничем не отличались от обычных птенцов балобана. Следовательно, явление гибридизации балобана с кречетом, как причину появления в Алтае-Саянском регионе, да и в целом в ареале восточных балобанов, соколов с алтайскими фенотипами, можно смело исключить.

Опираясь на существующие знания о палеоэкосистемах северного полушария, Е. Потапов и Р. Сейл (Potapov, Sale, 2005) пришли к выводу, что в среднем и позднем плейстоцене географической изоляции кречета и балобана быть не могло. Пра-кречет (как они назвали эту форму) обитал на огромной территории тундростепи, входя в тот же фаунистический комплекс, что и куропатки рода *Lagopus*, сайгак (*Saiga borealis*), мамонт (*Mammuthus primigenius*), шерстистый носорог (*Coelodonta antiquitatis*), белая сова (*Nyctea scandiaca*), лемминги (*Lemmini*) и пеструшки (*Lagurus sp.*). Сформировавшаяся зона тайги разбила гнездовой ареал пра-кречета на северную и южную часть. Ко времени неогенового максимума, когда лесная зона дошла до Северного Ледовитого океана, ареал кречета сократился до узкой полоски тундры, местами распавшись на локальные изоляты, а ареал балобана оказался разграниченным на отдельные территории в степях Европы и Азии. Дальнейшее похолодание привело к расширению зоны тундры и фрагментации лесов по южной границе лесной зоны, что создало условия для воссоединения ареала балобана на юге и консолидации ареала кречета на всем побережье Северного Ледовитого океана. Таким образом, разделение видов произошло совсем недавно. Учитывая наличие птиц с фенотипом «*altaicus*» в популяциях балобана в Алтае-Саянском регионе и популяциях арктических кречетов (в частности, «лабрадоров»), можно предполагать, что это результат проявления одного из вариантов архаичных признаков пра-кречета.

В качестве одной из версий появления алтайских соколов предлагалась версия морфизма окраски (Котс, 1948), в пользу которой говорит тот факт, что в Алтае-Саянском регионе, как раз в районах повышенной концентрации встреч тёмных балобанов, наблюдается повышенная концентрация встреч тёмных мохноногих кур-

гаников (*Buteo hemilasius*) (Карякин, Николенко, 2008). Недостатком этой версии является то, что в других районах ареала вида тёмная морфа не регистрируется. Однако, это не является фактором, исключающим версию, так как для многих видов птиц, и не только птиц, известна географическая локализация меланистических морф.

До последнего времени было неясно, имеются ли различия в размерах алтайских соколов и балобанов. Предполагалось, что алтайские соколы крупнее балобанов, так как их размеры сравнивались с размерами балобанов преимущественно из других популяций. Однако измерения соколов на Алтае, в Туве и Монголии показали, что размер алтайских соколов не превышает размеры балобанов других фенотипов и укладывается в интервалы промеров балобанов восточных подвидов. Следовательно, морфологические различия между восточными балобанами и алтайскими соколами отсутствуют.

Таким образом, «алтайский сокол» – это фенотип балобана, возникающий случайным образом, без привязки к каким-либо типам местообитаний, в зоне контакта ареалов разных подвидов западных и восточных балобанов, но наиболее часто – в зоне наиболее плотного гнездования трёх форм балобанов: *saceroides*, *milvipes* и *progressus* (рис. 14). Поэтому появление у балобанов чёрно-буровой окраски или одного из вариантов её проявления – чёрно-бурового «шлема» более правильно относить на счёт проявления специфических генов в гетерогенной популяции. Возможно, эти гены действительно являются архаичными признаками древних соколов (пра-кречетов по: Potapov, Sale, 2005), некогда населявших всю Центральную Азию и давших начало современным западным и восточным балобанам и кречетам (подробнее см. в обсуждении главу «Происхождение западных и восточных балобанов»).

### Статус сибирского балобана

В Южной Сибири в зоне интеграции западных и восточных балобанов лежит область максимального распространения фенотипа *saceroides*. Эти птицы в довольно большом количестве встречаются в разных районах Восточной Сибири и Монголии в ареале монгольского балобана, формируя с ним смешанные пары иногда глубоко на юге, вплоть до Гоби, но при этом их распространение на запад по ареалу западных балобанов фактически не ощущается. За 12 лет исследований на терри-

тории от Волгоградской области до Алтая автором и коллегами встречено всего 6 таких птиц в смешанных парах с фенотипически чистыми западными балобанами (7,06% от общего количества наблюдений птиц в зоне исключительного обитания западного балобана), причём в двух случаях условия для гнездования были не совсем типичны для обеих форм: степь Волгоградской области (Карякин и др., 2005а) и подтайга Тюменской области (Мошкин, 2009). И если в случае с Волгоградской областью идёт речь о засорении генофонда в результате реинтродукции (птица была выпущена в Иране и мигрировала на Волгу), то во всех остальных случаях видимо имело место естественное расселение птиц из Алтае-Саянской горной области на запад по лесостепи. Сибирские балобаны, скорее всего, оставались на гнездовании на территории, через которую проходит их миграция к местам зимовок в Западном Казахстане. Возможно по этой причине практически все точки встреч сибирских балобанов, размножающихся в парах с обычновенными в ареале обычновенного балобана, лежат около оси маршрута птицы, помеченной спутниковым передатчиком и мигрировавшей с Алтая в Зауралье (Карякин и др., 2005д).

Вероятно, такая иммиграция сибирских балобанов происходила и продолжает происходить от случая к случаю, в результате чего в популяциях обычновенных балобанов случайным образом возникают отклонения в проявлении прогрессивной окраски. Ещё Г.П. Дементьев (1951) писал касательно этого: «отклонения в сторону *saceroides* по большему или меньшему развитию поперечных пестрин – значительны; известны случаи сходных с сибирским балобаном отклонений среди западных балобанов: одна такая птица добыта на Кавказе, другая в Австрии (1 августа 1840 г. у Энцендорфа), третья в Венгрии (в комитате Тибар у Перез-Пушта 18 ноября 1929 г.), наконец, в Казахстане из трёх птенцов, взятых из одного гнезда в 1937 г. в лесу Сыпсын, один оказался не отличимым от *F. ch. saceroides*, а два – типичные *F. ch. cherrug*. Появление птиц с такими отклонениями в европейских популяциях балобанов описаны и позже (Glutz von Blotzheim et al., 1971).

Одной из гипотез появления соколов с признаками *saceroides* в популяциях западных балобанов является проявление атавизма. По мнению Р. Пфеффера (2009), западные балобаны во взрослом

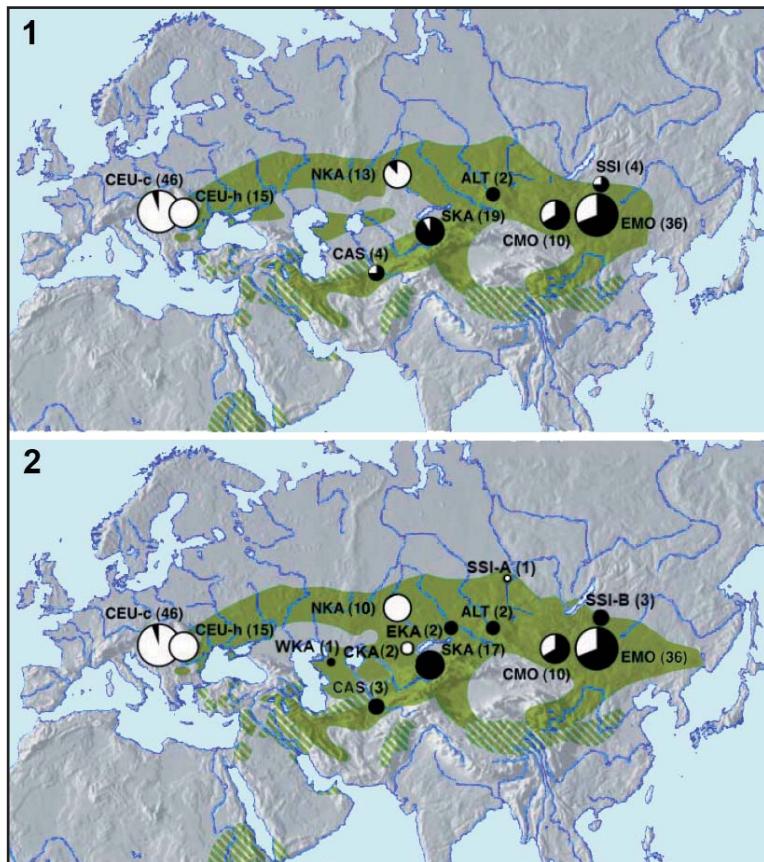
наряде утратили поперечный рисунок в процессе эволюции и возникновение признаков поперечной полосатости спины у птенцов и взрослых птиц носит атавистический характер, проявляясь совершенно случайно в популяциях.

### **Генетика западных и восточных балобанов**

По частоте встречаемости птиц с признаками «*saceroides*» в ареале западных балобанов (см. выше) можно уже судить о том, что формирование пар между западными балобанами и восточными балобанами, включая явно промежуточных между ними сибирских балобанов из алтас-саянской зоны контакта, не является нормой ввиду каких-то поведенческих, биотопических или иных барьёров.

Генетические исследования лишний раз подтверждают наши доводы о том, что скрещивание западных и восточных балобанов за пределами зоны перекрытия их ареалов носит случайный характер.

В масштабной работе Ф. Ниттингер с соавторами (Nuttinger et al., 2007) достаточно чётко показано, что во всей северной зоне гнездового ареала балобана на восток до Алтая абсолютно доминируют гаплотипы западных балобанов, а присутствие гаплотипов восточных балобанов носит случайный характер либо вообще является ошибкой в результате неправильной интерпретации авторами мест сбора образцов. В частности, для Северного Казахстана (регион NKA, см. рис. 15) авторы приводят информацию о встрече 15% гаплотипов восточных балобанов, но анализ таблицы сбора образцов в работе авторов позволяет сделать заключение о том, что в Северном Казахстане как раз гаплотипов восточных балобанов не обнаружено во все. Практически все образцы балобанов из Наурзумского бора относятся к гаплотипу H-1 из группы гаплотипов западных балобанов. Все птицы с гаплотипами восточных балобанов происходят из ареала восточных балобанов с юга Западного Казахстана и из Восточного Казахстана: F.c.che-89 – Зайсанская котловина, 1913 г., коллекция ЗМ МГУ №95290 и F.c.che-197 – Курчумский хребет, 1993 г., сборы Р. Пфеффера – ареал обитания фенотипически чистых центральноазиатских балобанов *F. ch. milvipes*, F.c.che-195 – Устюрт, ур. Кугусем, 1993 г., сборы Р. Пфеффера – ареал обитания фенотипически чистых чинковых балобанов *F. ch. aralocaspicus*. То же самое вытекает из анализа мест



**Рис. 15.** Частота встреч гаплотипов восточной группы А (чёрный) и западной группы В (белый) в популяциях балобана. Размер кругов отображает число проанализированных экземпляров. Для каждого круга приводится код популяции и число проанализированных экземпляров. Заливкой выделен гнездовой ареал балобана, диагональной заштриховкой – зимовки. Верхний рисунок (1) – оригинальная карта из статьи Nittinger et al., 2007, нижний рисунок (2) – карта с исправлением ошибок в географии происхождения образцов и корректировками в контуре гнездового ареала балобана.

**Fig. 15.** Frequencies of eastern group A (black) and western group B (white) of haplotypes in populations of the Saker Falcon. Circles are scaled to reflect the number of individuals. Population codes and numbers of individuals are indicated. Green-coloured area represents the geographic distribution of the Saker Falcon. Diagonally hatched areas depict wintering grounds. Upper figure (1) is original from the article of Nittinger et al., 2007, bottom figure (2) – the map with some corrections in the geographical origin of samples and in the Saker distribution.

сбора в Юго-Восточном Казахстане (регион SKA, см. рис. 15). Два гаплотипа западных балобанов из сборов Р. Кенварда в 1993 г. происходят не из горной части юго-востока области, населенной *F. ch. milvipes*, а из ареала обитания западных балобанов. Эти образцы были собраны Р. Пфеффером (личное сообщение), на востоке Бетпак-Далы, в 30 км западнее оз. Балхаш, около пос. Чиганак, в зоне обитания *F. ch. cherrug*. Из 4-х сборов с юга Средней Азии (регион CAS, см. рис. 15) лишь один из группы гаплотипов западных балобанов – F.c.che-343 – птица из Туркменистана, Бадхыз, 1951 г., коллекция ЗМ МГУ №96918, но это негнездящаяся птица из апрельских сборов (коллекция Г.П. Дементьева). Таким образом, можно

говорить о том, что анализ распределения выделенных по митохондриальной ДНК гаплотипов в ареале балобана (Nuttinger et al., 2007) позволяет точно разделить ареал вида, на пространстве от Венгрии до Монголии, включительно, на область гнездования западных (северных) и восточных (южных) балобанов (см. рис. 5 и 15).

В Монголии определено наблюдается смешение западных и восточных балобанов, однако эта зона не так широка, как можно заключить из работы Ф. Ниттингера с соавторами (Nuttinger et al., 2007). Если более тщательно проанализировать образцы из Монголии, то, вероятно, картина выстроится аналогичная той, что получается в результате анализа распределения фенотипов – на севере страны будут доминировать особи с гаплотипами западных балобанов, на юге – восточных, при этом на крайнем востоке страны особей с гаплотипами западных балобанов вообще не будет встречено.

Анализ данных для востока российской части ареала (регион SSI, см. рис. 15) показывает именно такую картину – для точки в Забайкалье авторами сведены образцы из Даурии и Красноярска, несмотря на то, что дистанция между этими двумя точками сбора составляет около 1600 км (почти как расстояние от Испании до Украины) и они лежат в совершенно разных природных зонах. В Дауре популяция сформирована монгольскими балобанами (*F. ch. progressus*), поэтому неудивительно, что все образцы из Даурии относятся к группе гаплотипов восточных балобанов (*F.c.mil-7* и *F.c.mil-8*, Дауря, 2001 г., сборы А. Гамауф). Гаплотип западных балобанов выявлен лишь у птицы, происходящей из под Красноярска (*F.c.mil-330* – Красноярск, 1966 г., коллекция ЗМ МГУ №97697), где ранее гнездился исключительно *cherrug*, а в настоящее время вид на гнездование отсутствует вовсе.

Устранение выявленных ошибок в работе Ф. Ниттингера с соавторами (Nuttinger et al., 2007) позволяет получить картину распространения гаплотипов западных и восточных балобанов, которая хорошо согласуется с данными морфологических исследований (рис. 15).

#### Происхождение западных и восточных балобанов

В работе Ф. Ниттингера с соавторами (Nuttinger et al., 2005) обсуждается версия об африканском происхождении комплекса видов Hierofalco. В ней ланнер

(*Falco biarmicus*), как вид с наибольшим разнообразием выявленных гаплотипов, представленных как собственно в группе ланнеров, так и в группах западных балобанов (гаплотипы группы В по: Nittinger et al., 2007) и восточных балобанов, лаггаров (*Falco jugger*) и кречетов (гаплотипы группы А по: Nittinger et al., 2007), позиционируется как потомок древних соколов, давших начало всем трём генетическим группам представителей *Hierofalco* на Афро-Евразийском пространстве. Авторами в 22-х образцах ланнеров из района Сахары были обнаружены 14 гаплотипов, и столь высокое генетическое разнообразие на малой по площади территории явилось подтверждением африканского происхождения *Hierofalco*. В ходе ледниковых температурных колебаний четвертичного периода на Афро-Евразийском пространстве происходило неоднократное глобальное смещение границ природных зон на тысячи километров, в результате которых «древние ланнеры» колонизировали всю территорию палеарктики. То, что расселение происходило с юга на север, объясняет падение разнообразия гаплотипов у видов, ареалы которых расположены севернее пан-африканского очага обитания представителей *Hierofalco*. В частности, у кречета разнообразие гаплотипов минимально при наиболее широком охвате сборами ареала вида – от Гренландии и Исландии до Чукотки. Таким образом, данные генетических исследований свидетельствуют об африканском происхождении *Hierofalco* и выглядят довольно убедительными, однако не совсем ясен временной промежуток освоения «древними ланнерами» Евразии.

По гипотезе, предложенной Ф. Ниттингер с соавторами (Nittinger et al., 2005), «древние ланнеры» колонизировали Евразию в период последних двух межледниковых и уже в плейстоцене сформировалось четыре афро-евразийских вида *Hierofalco* (ланнер, балобан, лаггар и кречет), которые были какой-то период времени изолированы друг от друга. Однако в период климатических флюктуаций произошли вторичные контакты с обширной гибридизацией. При этом генетические исследования показали, что ланнер в настоящее время представлен тремя разными по происхождению макро-популяциями (или подвидами), характеризующимися разными группами гаплотипов, а балобан – двумя. Первоначально предковая форма балобана имела лишь гаплотипы

одной группы – группы В (по: Nittinger et al., 2007), в то время как в период вторичных контактов балобаны сформировали смешанные популяции в зоне контакта с кречетами и приобрели гаплотипы группы А (по: Nittinger et al., 2007), а также с ланнерами, сформировав третью группу смешанных гаплотипов (Nittinger et al., 2005; 2007). Таким образом, очевидно, что группа восточных балобанов является мостом между западными балобанами и арктическими кречетами, и возникла в результате вторичных контактов, но до сих пор не получено каких-либо доказательств о временных промежутках этих контактов.

В Европе наиболее ранние находки древних соколов датируются ранним плейстоценом, т.е. около 1 миллиона лет назад, и они описаны как находки сапсана (*Falco peregrinus*) (Marco, 2004). Наиболее древним представителем *Hierofalco*, предком современного балобана и кречета, считается античный сокол (*Falco antiquus*), населявший Евразию в начале среднего плейстоцена и вымерший к концу периода Русского оледенения – около 200 тыс. лет назад (Mourer-Chauvire, 1975). Этот сокол имеет промежуточные признаки между балобаном и кречетом, нежели между балобаном и ланнером. Имеются сведения о находках останков балобана в раннем и среднем плейстоцене в Румынии и Чехии, однако они у многих исследователей вызывают сомнение (см. Tyrberg, 1998, 2006). Самые ранние находки соколов, наиболее близких к современным представителям *Hierofalco*, известны на Корсике, юго-востоке Италии, в Средней Сибири (Енисей) и имеют возраст около 44–34 тыс. лет назад. Первые находки на Корсике были идентифицированы как останки ланнера (Bonifay et al., 1998), но в более поздних работах по сборам из Италии сделан вывод о том, что останки принадлежат форме, максимально близкой к современному балобану, нежели к ланнеру или кречету, причём этот сокол населял вюрмские пастбища в составе мамонтовой фауны (Bedetti, Pavia, 2007). Наиболее древние останки сокола с Енисея были идентифицированы как останки балобана (Оводов, Мартынович, 1992). Останки соколов возраста 35,5–28,5 тыс. лет назад, идентифицированных как балобаны, известны из отложений пещеры Комарова в Польше (Tomek, Bochenski, 2005). Останки соколов комплекса *Hierofalco*, обнаруженные в Израиле в отложениях позднего

плейстоцена (около 19,5 тыс. лет назад), также идентифицированы как останки балобана (Simmons, Nadel, 1998). В то же время многие окаменелые останки соколов из позднего плейстоцена с тех же территорий идентифицированы в качестве останков кречета (Tyrberg, 1998, 2006), причём, если наиболее западные находки балобана ограничены Италией, а наиболее восточные – Средней Сибирью, география находок кречета гораздо более широкая – от Испании до Сахалина (Tyrberg, 2006). Это в принципе не согласуется с результатами генетических исследований, так как невозможно себе представить, что настолько близкие генетически и морфологически виды, как кречет и балобан, существовали тысячулетия, обитая на одних и тех же территориях в зоне сплошного наложения ареалов, при этом сохранялись в качестве «чистых» видов.

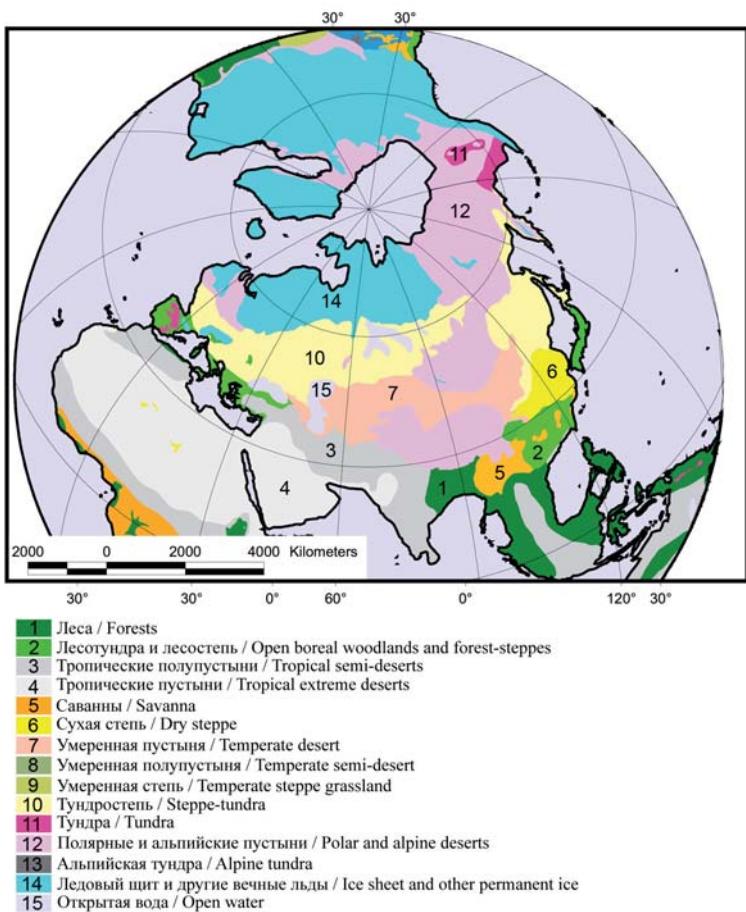
Анализ фактов обнаружения останков представителей *Hierofalco* в среднем и позднем плейстоцене, которых исследователи интерпретируют как формы, близкие к ланнеру, балобану или кречету, лишний раз говорит о том, что видовая дифференциация крупных соколов уже в тот период была осложнена разнообразием неясных форм пограничного статуса между видом и подвидом, возникших в период между Русским и Вюромским оледенениями в результате эволюции античного сокола. Вероятно, что эти формы были близки к современным представителям *Hierofalco*, но в период Вюромского оледенения их ареалы снова консолидировались, как минимум, в Евразии. Именно неоднократные воссоединения ареалов со следовавшей гибридизацией не дали комплексу *Hierofalco* окончательно разделиться вплоть до настоящего времени. Та дифференциация *Hierofalco*, которую мы наблюдаем сейчас, произошла не до последнего оледенения, а после. К этому же выводу приходили все исследователи крупных соколов, как на основании генетических, так и на основании морфологических исследований (Котс, 1948; Дементьев, 1951; Eastham et al., 2002; Kleinschmidt, 1901; Nittinger et al., 2005; 2007; Potapov, Sale, 2005). Ниже рассмотрены гипотезы разделения на виды комплекса *Hierofalco* в голоцене и происхождения западного и восточного балобанов.

Как уже отмечалось выше, в позднем плейстоцене не было географической изоляции кречета и балобана, следовательно, можно говорить о том, что всю территорию Евразии населял их общий предок – пра-кречет по Е. Потапову и Р. Сейлу

(Potapov, Sale, 2005), вероятный потомок античного сокола. Имел ли он африканское или евразийское происхождение, и какие его филогенетические отношения с группой «древних ланнеров» не совсем ясно. Но определено, что на пространстве единого массива вюромских пастбищ, в одних и тех же природных условиях, в течение нескольких десятков тысячелетий вряд ли могли совместно существовать несколько видов генетически и морфологически близких соколов, таких как кречет и балобан, граница между которыми достаточно условна и в наше время.

До сих пор не совсем ясно, был ли пра-кречет генетически близок к группе современных западных балобанов или же он был более близок к группе кречетов. Из исследований Ф. Ниттингер с соавторами (Nittinger et al., 2005) следует, что группа арктических кречетов более молодая, так как имеет меньшее разнообразие гаплотипов. Можно предположить, что пра-кречет был близок к группе западных балобанов. Эта позиция подразумевает происхождение современного кречета из некого азиатского очага, стремительную реколонизацию им арктических тундр в раннем голоцене, после полного вымирания на данной территории пра-кречета, а затем освоение им Средней и Центральной Азии с формированием широкой зоны гибридизации с потомками пра-кречетов, близкими к современным балобанам. Однако, описанная картина нестыкуется с данными по динамике ареалов представителей мамонтовой фауны в позднем плейстоцене – раннем голоцене. Следовательно, колонизация предками современных кречетов Северной Евразии происходила раньше и тот набор гаплотипов, который в настоящее время мы наблюдаем у северных кречетов, достался им в наследство от пра-кречета, ареал которого уже в плейстоцене занимал всю территорию Северной Евразии.

По сути, чёткое природное зонирование Северной Евразии в тот период отсутствовало, растительность была представлена сложным сочетанием лесных, луговых, степных, опушечных и околоводных сообществ (Смирнова и др., 2004). Это хорошо видно из реконструированной карты палеоэкосистем по состоянию на 20 тыс. лет назад (Ray, Adams, 2001) (рис. 16). Фаунистический комплекс был представлен смешанной мамонтовой фауной с доминированием крупных млекопитающих-фитофагов. В тот период ареал пра-кречета занимал всю территорию арктических и альпийских пу-



**Рис. 16.** Карта мира в период последнего максимального оледенения 25–15 тыс. лет назад, основанная на ГИС-анализе (Ray, Adams, 2001).

**Fig. 16.** A GIS-based vegetation map of the world at the last glacial maximum – 25,000–15,000 BP (Ray, Adams, 2001).

стынь и тундр, тундростепей и умеренных степных ландшафтов Северной Евразии и Северной Америки (Potapov, Sale, 2005) (рис. 17).

Здесь следует сказать несколько слов о реконструкции ареала пра-кречета в середине позднего плейстоцена, представленном на рис. 17. Вслед за Е. Потаповым и Р. Сейлом (Potapov, Sale, 2005), мы включаем всю зону распространения потенциальных поздневюрмских пастбищных экосистем в гнездовой ареал пра-кречета. Однако остается неясным его распространение на большей части современного Казахстана и Средней Азии. Большинство экспертов по реконструкции экосистем позднего плейстоцена склонны считать, что здесь были представлены умеренные пустыни, граничащие с тундростепью, при этом никаких костных останков мамонта, шерстистого носорога, гигантского оленя (*Megaloceros giganteus*) и первобытного бизона (*Bison priscus*) с этих территорий неизвестно (Барышников и др., 1981; Калякин, Турубанова, 2004). Поэтому логично предположить,

что и пра-кречет, являющийся типичным представителем мамонтовой фауны, здесь мог отсутствовать. Тем не менее, в последнее время высказан ряд мнений о том, что зона экстремальных пустынь охватывала всю Среднюю Азию до Каспия включительно, а не была разграничена на область альпийских и умеренных пустынь (Adams, 1997; Adams, Faure, 1997), следовательно, пра-кречет заселял всю эту территорию.

Радиоуглеродное датирование (Кузьмин и др., 2001; Anderson, 1984; Markova et al., 1995; Kuznetsova et al., 2001) и анализ распространения видов-эдификаторов животных и растений позднего плейстоцена (Калякин, Турубанова, 2004) показывают, что в периоды потеплений и похолоданий устойчиво существовали поздневюрмские пастбищные экосистемы с характерной для них смешанной флорой и фауной. В периоды похолоданий неблагоприятные воздействия климата и усиление давления фитофагов на растительность приводили к сокращению и без того локальных лесных сообществ, сохранившихся лишь в рефугиумах с благоприятным климатом. В периоды потеплений хвойно-широколиственные леса распространялись из рефугиумов, однако не формировали сплошного покрова. Несмотря на то, что подобная пульсация площадей лесов и открытых местообитаний происходила в течение плейстоцена многократно, устойчивость пастбищных экосистем, с присущей им смешанностью флоры и фауны, не нарушалась, что и обусловило их преемственное развитие (Смирнова и др., 2004). Однако, 12–9 тыс. лет назад происходит резкое снижение численности и вымирание наиболее крупных видов фитофагов. В этот период в Евразии и Северной Америке вымерли все виды массой более тонны и 75% видов массой от тонны до 100 кг (Жегалло и др., 2001; Martin, 1984; Owen-Smith, 1987; 1989). Существует две гипотезы причин подобного вымирания – климатическая и антропогенная. Сторонники гипотезы средообразующей роли эдификаторов мамонтового комплекса в формировании и поддержании ими поздневюрмских пастбищных экосистем объясняют вымирание мамонта и других крупных видов снижением численности их популяций ниже критической в результате антропогенного воздействия (Пучков, 1989; Антипина, Маслов, 1994; Owen-Smith, 1987). Однако обе гипотезы не совсем убедительны. Например, в этот же период шли критические изменения

в популяциях роющих грызунов, в частности, сурчиков рода *Urocitellus* и представителей сем. Пищуховые (*Lagomyidae*) (Барышников и др., 1981), на которые определённо не мог влиять перепромысел, оказываемый людьми. Можно предположить, что истребление крупных представителей мамонтовой фауны привело к дегрессии пастбищ, что и повлияло на роющих грызунов, однако фактических подтверждений этому нет. Так или иначе, учитывая локализацию видов мамонтовой фауны в самом начале раннего голоцене в 3-х очагах – в Причерноморье, Южной Сибири и в области распространения современных арктических тундр от Ямала до Чукотки (Калякин, Турубанова, 2004), можно предполагать, что именно в этот период произошло первое разбиение ареала пра-кречета на два очага – азиатский и европейский (рис. 17).

Что произошло с европейским изолятом пра-кречета – до сих пор остаётся загадкой. Генетические исследования показали фактическое отсутствие восточных гаплотипов в популяциях европейских балобанов (Nuttinger et al., 2007), что свидетельствует об отсутствии в Европе постглациальных контактов между западными балобанами и кречетами (или пра-кречетами). Если принять во внимание то, что группы гаплотипов западных балобанов более старые, чем кречетов (по версии Nuttinger et al., 2005), можно предполагать, что в течение всего позднего плейстоцена в Средиземноморье сохранился изолят этой формы в области распространения приморских лесов (см. рис. 16). После вымирания пра-кречета в раннем голоцене на Европейском континенте балобаны стали расширять свой ареал, постепенно осваивая формирующуюся лесостепь. Если же принять во внимание значительно меньший возраст группы гаплотипов западных балобанов, тогда единственным логичным объяснением их появления является эволюция изолированных в европейских степях популяций пра-кречетов. Следует отметить, что на территории гиперзоны с периглациальными условиями и различиями в функциональной структуре и условиях биоценозов, сформировавшейся в Восточной Европе в позднем плейстоцене, эволюционные процессы происходили в условиях, близких к экстремальным, а значит во многом более интенсивно (Рековец, Надаховский, 2007). На увеличение скорости эволюционных процессов могло оказаться и достаточно быстрое, в тек-

ние 2-х тысячелетий, крушение мамонтовой фауны. Возможно по этой причине, оставшись в изоляции, европейские популяции пра-кречета достаточно быстро эволюционировали, всё дальше отдаляясь от азиатских. Так или иначе, вопрос о происхождении балобанов в качестве самостоятельной ветви древних соколов и времени этого происхождения остаётся открытым, но представляется логичным, что именно с раннего голоцена начинается экспансия балобанов в Северной Евразии.

В раннем голоцене (9–7 тыс. лет назад) происходит потепление климата при постоянных амплитудах потеплений – похолоданий. Пастбищные экосистемы трансформируются в детритные: пионерами заселения пастбищ являются деревья с легколетучими семенами и быстрой сменой поколений (ива, берёза, осина, сосна), за которыми приходят темнохвойные и широколиственные виды (Смирнова и др., 2004). Формирование лесного покрова происходит достаточно синхронно по всей Евразии за счёт увеличения площади лесных рефугиумов в благоприятных климатических условиях, при отсутствии средообразующих крупных фитофагов. На начальном этапе формирования лесного пояса пастбищные экосистемы превращаются в лесостепь, по которой и начинают своё расселение потомки древних балобанов либо соколов из западного изолята ареала пра-кречета (рис. 17).

Дальнейшее потепление климата в среднем голоцене (7–5 тыс. лет назад), значительная часть которого приходится на атлантический период (Климанов, 1982; Хотинский, 1982), приводит к максимальному распространению темнохвойных и широколиственных видов деревьев в Евразии (Нейштадт, 1957; Хотинский, 1977; Кожаринов, 1994; Елина, 2000). В этот период полностью формируется лесной пояс, который имеет в голоцене максимальную площадь. Граница лесного пояса на Севере Восточной Европы в этот период проходит по северной части Кольского полуострова, а далее на восток протягивается к среднему течению Печоры и Приполярному Уралу (Кременецкий и др., 1996), тундровая зона практически полностью исчезает с материковой части Восточной Европы (Нейштадт, 1957; Хотинский, 1978). Основные виды широколиственных деревьев распространяются от современной северной тайги до Черного моря, а по долинам Дона и Волги – до Азовского и Каспийского морей (Хотинский, 1977;

Типичные варианты окраски серой морфы кречета (*Falco rusticolus*) – вверху и монгольского балобана (*Falco cherrug progressus*) – внизу, показывающие их близкое сходство.  
Фото А. Сорокина и И. Калякина.

*Typical variants of coloration of Gyrfalcon (*Falco rusticolus*) grey morph (upper) and Mongolian Sakers (*Falco cherrug progressus*) (bottom). Color of their species are similar. Photos by A. Sorokin and I. Karyakin.*

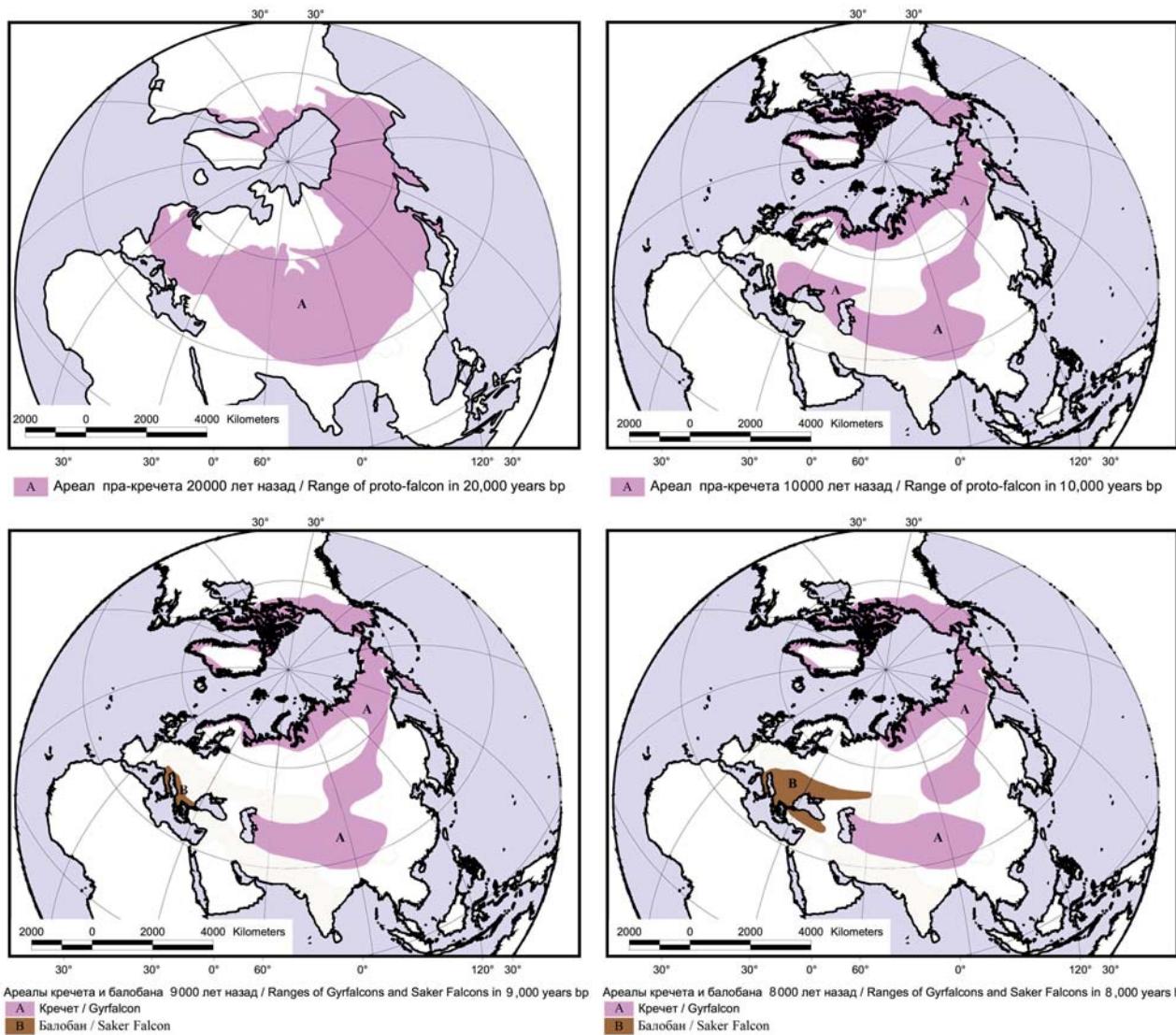


1978). В этот период ареал древнего кречета уже сильно фрагментировался и сократился до узкой полоски, приуроченной к арктической тундре, преимущественно в Азии, в горах Центральной Азии сохранились крупные популяции этой формы. Несмотря на сформировавшийся пояс тайги, на северо-востоке Азии сохранились огромные площади криогенных вюрмских степей и лесостепей, населённых кречетом. Остатки этих местообитаний, в виде сохранившихся небольших реликтовых участков степной растительности, можно наблюдать на северо-востоке Азии и в настоящее время (Юрцев, 1976). Именно по этому коридору в этот период происходит сообщение между южными и северными популяциями кречетов. Южная часть ареала предка современного балобана оказалась разграниченной на отдельные территории в степях Европы и Азии. Предположительно именно в этот период в степных и лесостепных местообитаниях Европы и современного Казахстана происходит достаточно быстрая эволюция балобанов, давших начало современным западным, восточным балобанам и лаггарам. Западные балобаны находятся в изоляции и вынуждены адаптироваться к обитанию в

условиях высокой степени лесистости территории, в то время как азиатские популяции балобанов и кречетов обмениваются особями с формированием гибридных популяций в зонах интерградации. Параллельно идёт наращивание лесопокрытости Индийского субконтинента и восточные балобаны, населяющие эту территорию, так же, как и западные, начинают адаптироваться к лесным местообитаниям (рис. 18).

Около 4 тыс. лет назад на ландшафтах западной Европы уже стало сильно сказываться антропогенное влияние. Климат стал меняться на континентальный, что также не могло не сказаться на облике ландшафтов. От начала активного заселения людьми Причерноморья (5 тыс. лет назад) до скифско-сарматского периода (3,5–3 тыс. лет назад) северная граница леса отступает к югу, усиливается рост болот, на юге, от Карпат до Алтая, формируется сплошной массив степей. В это время происходит консолидация ареала арктического кречета и его экспансия на запад, в тундры Европы, в то время как связи между южными и арктическими популяциями кречетов постепенно прерывается, а экологическая изоляция популяций балобанов нарастает. Вероятно, в этот период в Северной Евразии окончательно формируется, как минимум, 5 форм современных крупных соколов, произошедшие от пра-кречета: западный балобан, восточный балобан, лаггар, южный кречет и северный кречет. Весьма вероятно, что изолированные в степях Азии восточные балобаны в это время достаточно широко скрещиваются как с остатками популяций древних кречетов, так и с европейскими балобанами, сформировав ряд гибридных популяций в зонах контакта. При этом, скрещивание между западными и восточными балобанами минимально в силу влияния ряда экологических факторов, в то время как между восточными балобанами и древними кречетами экологические барьеры постепенно стираются. В этот же период из группы восточных балобанов на Индийском субконтиненте окончательно выделяется лаггар (рис. 18).

В период очередного потепления, 2–1,5 тыс. лет назад, восточные балобаны занимают фактически все горные районы Центральной Азии, а западные начинают экспансию по лесостепи на восток. По гипотезе, предложенной Р. Пфеффером (2009), западные балобаны, освоив для гнездования деревья, широко заселяют лесостепь и становятся настоящими сезонными мигрантами. Восточные же



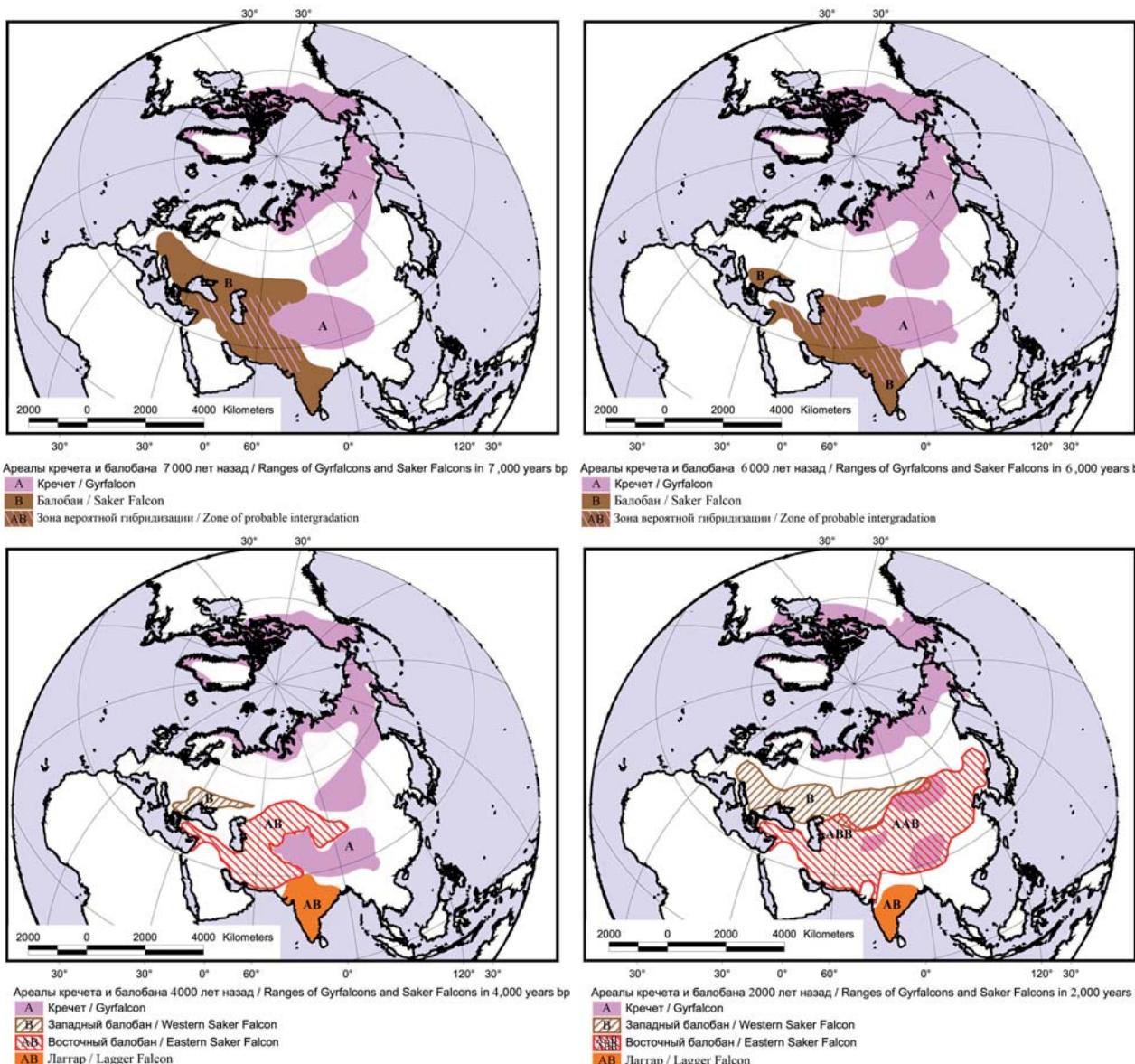
**Рис. 17.** Один из возможных сценариев эволюции балобанов в Северной Евразии. Карты предполагаемого распространения пра-кречета 20 тыс. лет назад – вверху слева (по: Potapov, Sale, 2005), 10 тыс. лет назад – вверху справа, 9 тыс. лет назад – внизу слева, и балобана и кречета 8 тыс. лет назад – внизу справа.

**Fig. 17.** One of possible ways of the Saker evolution in Northern Eurasia. Maps of supposed distribution of the proto-falcon at 20,000 years BP – upper at the left (on Potapov, Sale, 2005), 10,000 years BP – upper at the right, 7,000 years BP – bottom at the left, and Saker Falcon and Gyrfalcon 8,000 years BP – bottom at the right.

балобаны, оставаясь преимущественно наскальногнездящимися и осёдлыми, фактически ассимилируют южных кречетов, так как полноценная связь между южными и северными популяциями кречетов прервалась уже 2 тыс. лет назад. В результате ассимиляции южных кречетов формируются популяции восточных балобанов наиболее прогрессивной окраски.

Таким образом, даже если предположить, что разделение видов произошло уже в плейстоцене, то, при отсутствии серьёзных географических барьеров вплоть до середины голоцене, оно не могло привести к глубокой дифференциации западных, вос-

точных балобанов, лаггаров и кречетов. В условиях неволи кречет, обе формы балобанов и лаггара свободно скрещиваются и дают плодовитое потомство. Как следствие, лаггара, балобана и кречета можно признать самостоятельными видами только по географическому критерию, а западный и восточный балобаны в настоящее время формируют широкую зону гибридизации в Центральной Азии. Четыре потомковых формы древних представителей *Hierofalco*, а возможно, лишь одного пра-кречета, мы видимо и наблюдаем сейчас в Северной Евразии – это обыкновенный балобан, населяющий лесостепь; восточный балобан, ши-



**Рис. 18.** Один из возможных сценариев эволюции балобанов в Северной Евразии. Карты предполагаемого распространения балобана и кречета 7 тыс. лет назад – вверху слева (по: Potapov, Sale, 2005), 6 тыс. лет назад – вверху справа, западного и восточного балобанов, лаггара и кречета 4 тыс. лет назад – внизу слева и 2 тыс. лет назад – внизу справа.

**Fig. 18.** One of possible ways of the Saker evolution in Northern Eurasia. Maps of supposed distribution of Saker Falcon and Gyrfalcon at 7,000 years BP – upper at the left, 6,000 years BP – upper at the right, Western and Eastern Sakers, Lagger Falcon and Gyrfalcon 4,000 years BP – bottom at the left, and 2,000 years BP – bottom at the right.

роко заселивший аридные горы, от Турции до Монголии; потомки южных кречетов, ассимилированные балобанами в горных системах Центральной Азии (тибетский и монгольский балобаны, а отчасти и, так называемый, «алтайский балобан», появляющийся в наиболее гетерогенном Алтае-Саянском анклаве ареала вида); северный кречет, населяющий арктические тундры и лесотундры.

Рассматривая комплекс *Hierofalco*, принято считать кречета, балобана (западных и восточных балобанов вместе) и лаггара тремя разными видами. В то же время, восточные балобаны являются некой про-

межуточной формой между западными балобанами и кречетами; как морфологически, так и экологически они гораздо более близки к кречетам, и очень часто восточный и западный балобан ведут себя друг по отношению к другу как самостоятельные виды. Поэтому правильнее было бы делить балобанов на два вида – западный балобан (*Falco cherrug*) и восточный балобан (*Falco milvipes*), если бы не отсутствие географических барьеров. Генетические исследования такое деление также подтверждают (см. главу «Генетика западных и восточных балобанов»).

Среди восточных балобанов, вероятно,

наиболее архаичной формой, сохранившей большую часть «кречетинных» признаков (тёмное темя, полосатое подхвостье), является тибетский балобан, который возможно, наиболее близок к пра-кречету.

#### **Какова возможность выделения подвидов среди западных балобанов?**

Существование разных подвидов в ареале восточных балобанов очевидно. Оно вытекает из доминирования конкретных фенотипов в ограниченных географически регионах со своими уникальными ландшафтами, к обитанию в которых птицы адаптировались тысячелетиями. А вот существование подвидов среди западных балобанов, населяющих однотипные, преимущественно лесостепные, местообитания на пространстве от Венгрии до Забайкалья, стоит под вопросом. Во-первых, птицы из западных и восточных частей ареала западных балобанов очень близки по окраске, и выявить какие-либо различия в их фенотипе довольно сложно. Во-вторых, перенос генов между западными и восточными популяциями западных балобанов, видимо, был существенным вплоть до последнего времени, пока вид не исчез на большей части европейской России.

Как показали результаты проекта по мечению венгерских балобанов спутниками передатчиками, разлёт молодых птиц в восточном направлении существенен и некоторые из них достигают Поволжья и Западного Казахстана (Conservation..., 2010). К сожалению, в настоящее время процесс деградации популяций западных балобанов на востоке Европы достиг такого размаха, что даже при очень дальней эмиграции западных балобанов на восток из популяционных ядер Венгрии и Украины и на запад из популяционных ядер Сибири и северо-запада Казахстана они имеют крайне мало шансов пересечься друг с другом для успешного формирования пар. Деградация популяций западных балобанов на востоке Европы выявила два явных популяционных очага вида – Европейский и Азиатский. Между ними за последние 30 лет образовалась широкая зона, в которой балобан отсутствует, и его ареал, по сути, распался на два крупных анклава. При этом, сокращение численности балобана шло за счёт увеличения разрыва между этими анклавами, что подразумевает поддержку популяций между ними за счёт соколов именно из этих анклавов. Анализ фенотипов показал некоторую разницу между птицами из западного и восточного анклавов ( $1.1+2.3+3.3+4.1+5.2+6.2+7.1+8.2$  – код западного фенотипа и  $1.1+2.4+3.2+4.4+5.1+6.3+7.1+8.2$  – код восточного фенотипа), однако различия оказались крайне ненадёжными из-за малой выборки. Тем не менее, учитывая популяционную динамику и распад ареала на две части, при минимальном обмене особями между этими частями, можно предполагать подвидовую самостоятельность балобанов в Европе и Азии. Ещё не так давно обыкновенный балобан рассматривался в качестве двух подвидов, собственно обыкновенного или волжского *F. ch. cherrug* и европейского *F. ch.*

*danubialis* (Дементьев, 1951), и возможно это более правильно, чем объединение его в один подвид.

#### **Заключение**

Пространственный анализ распределения балобанов разных фенотипов позволяет сделать следующие выводы:

1. Гнездовой ареал так называемых западных балобанов, характеризующихся бурой окраской без поперечного рисунка на верхней стороне тела, боках и штанах и слабым возрастным диморфизмом, простирается через весь ареал вида в Евразии узкой полосой, преимущественно по лесостепной зоне.

2. Гнездовой ареал так называемых восточных балобанов, характеризующихся сильной вариацией в окраске, наличием поперечного рисунка на верхней части тела, боках и штанах и сильным возрастным диморфизмом, охватывает зону пустынь и полупустынь и большую часть горных систем Азии, от Турции – на западе до Приморья – на востоке.

3. Лишь на востоке ареала западные балобаны пересекаются с восточными с формированием смешанных популяций в узкой зоне контакта, лежащей, преимущественно, в горных котловинах на стыке лесостепи и степи, на границе России и Монголии. На основной же части ареала вида эти формы не пересекаются либо зона их контакта настолько ничтожна, что не позволяет сформироваться полноценным гнездовым группировкам.

4. Смешанные популяции между западными и восточными балобанами в зоне их контакта в Южной Сибири и Монголии принято относить к так называемым сибирским балобанам (*F. ch. saceroides*), которые, по своей сути, не являются самостоятельным подвидом. Сибирский балобан – фенотип (часто доминирующий), возникающий в зоне гибридизации западных и восточных балобанов.

5. Западные балобаны на всём протяжении ареала достаточно однотипны, в то время как среди восточных балобанов выделяется, как минимум, 5 чётко дифференцируемых рас. Причём, для 2-х из них – чинкового и тибетского балобанов, можно говорить об исключительной чистоте фенотипа в их популяциях.

6. Правомерность выделения двух подвидов восточных балобанов – анатолийского (Пфеффер, 2009) и туркестанского (*F. ch. coatsi*) (Дементьев, 1951), остаётся под вопросом до получения весомых доказательств их подвидовой самостоятельности.

7. В зоне контакта западных и восточных балобанов, в центре очага максимальной плотности обоих и птиц смешанных фенотипов (сибирских балобанов *F. ch. saceroides*), в основном в Алтай-Саянском регионе, появляется группа фенотипов «алтайского сокола», не свойственная ни одной другой популяции балобанов из других частей ареала вида. Эти птицы не могут быть выделены в качестве самостоятельного подвида и, как и в случае с сибирским балобаном, являются фенотипом, возникающим в зоне гибридизации западных и восточных балобанов. Причина появления уникаль-

ной окраски подобных соколов может крыться в проявлении архаичных генов в гетерогенной популяции, сформировавшейся на стыке ареалов западных и нескольких форм восточных балобанов (фактически – в центре ареала пра-кречета, населявшего Северную Евразию несколько тысячелетий назад).

### Благодарности

Хочется поблагодарить А. Коваленко (Институт зоологии, Алматы, Казахстан) и Я. Релькина (Зоомузей МГУ, Москва, Россия) за возможность работы с коллекционными образцами, Р. Пфеффера (Баварский соколиный двор, Шиллингсфюрст, Германия) за ценные идеи о географической вариации балобанов и Е. Потапова (Брин-Афинский колледж, Пенсильвания, США) за рекомендации по написанию статьи и ценные замечания по палеоистории *Hierofalco*.

### Литература

Антипина Е.Е., Маслов С.П. Некоторые проблемы изучения истории взаимодействия хозяйственной деятельности человека с природными биоценозами. – Эволюционная и историческая антропоэкология. М., 1994. С. 111–120.

Атаджанов М.А. Современный статус сокола-балобана в Узбекистане и проблема его сохранения. Автореферат на соискание степени кандидата биологических наук. Академия наук Республики Узбекистан, Институт зоологии. Ташкент, 2002. 17 с.

Банникова И.А. Лесостепь Внутренней Азии: структура и функция. М., 2003. 287 с.

Барабашин Т.О. Хищные птицы Среднего Поволжья: Современное распространение, динамика численности и факторы воздействия на популяции. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. М., 2004. 164 с.

Барышников Г.Ф., Гарутт В.Е., Громов И.М., Гуреев А.А., Кузьмина И.Е., Соколов А.С., Стрелков П.П., Година А.В., Жегалло В.И. Каталог млекопитающих СССР (плиоцен – современность) / Под ред. И.М. Громова и Г.И. Барановой. Л., 1981. 456 с.

Бородин О.В. Конспект фауны птиц Ульяновской области. Ульяновск, 1994. 96 с.

Волчанецкий И.Б., Яльцев Н.П. К орнитофауне Приуральской степи АССР. – Учен. зап. Саратовского ун-та. Саратов, 1934. Т. 2, вып. 1. С. 63–94.

Гаврилов Э.И. Fauna и распространение птиц Казахстана. Алматы, 1999. 198 с.

Галушин В.М. Проблемы сохранения балобана и других крупных соколов России. – Хищные птицы и совы в зоопарках и питомниках. Вып. 14. М., 2005. С. 9–22.

Гомбобаатар С., Сумьяя Д., Потапов Е., Мунхзаяа Б., Одхуу Б. Биология размножения сокола балобана в Монголии. – Пернатые хищники и их охрана. 2007. №9. С. 17–26.

Григорьев Н.Д., Попов В.А., Попов Ю.К. Отряд Соколообразные (дневные хищные птицы) *Falconiformes*. – Птицы Волжско-Камского края: Неворобыни. М.: Наука. 1977. С. 109–110.

Дементьев Г.П. Отряд хищные птицы. – Птицы Советского Союза. Т. 1. М.: Советская наука, 1951. С. 70–341.

Дементьев Г.П., Шагдарсурен А. О монгольских балобанах и таксономическом положении алтайского кречета. – Исследования по фауне Советского Союза (птицы). М., 1964. С. 3–37.

Елина Г.А. Палеогеографические исследования позднеледниковых и голоцен на Европейском Севере России. – Динамика болотных экосистем Северной Евразии в голоцене. Птерозаводск, 2000. С. 5–10.

Ефименко Н.Н. Балобан в Туркменистане: распространение, гнездовая экология, современная численность и охрана. – Стрепет. 2010. Вып. 8, №1. С. 2–21.

Жегалло В.И., Каландадзе Н.Н., Кузнецова Т.В., Раутиан А.С. Судьба мегафауны Голарктики в позднем антропогене. – Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М., 2001. С. 287–306.

Завьялов Е.В., Рубан О.А. Распространение и особенности экологии балобана на юге Низкой Сыртовой равнины. – Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии: Материалы международной конференции (IX Орнитологическая конференция). Казань, 2001. С. 242–243.

Карамзин А.Н. Птицы Бугурусланского уезда и предельных с ним частей Бугульминского и Бузулукского уездов Самарской губернии и Белебеевского уезда Уфимской губернии. – Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. Отд. зоологии, Вып. 5. М., 1901. С. 203–394.

Калякин В.Н., Турубанова С.А. Изменение видового состава и распространения ключевых видов (эдификаторов) мамонтового комплекса Восточной Европы с позднего плейстоцена до позднего голоцена. – Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М., 2004. С. 96–118.

Карякин И.В. Пернатые хищники Уральского региона. Соколообразные (*Falconiformes*), Совообразные (*Strigiformes*). Пермь, 1998. 483 с.

Карякин И.В. Балобан в Волго-Уральском регионе и на прилегающих территориях. – Степной бюллетень. 2004а. №15. С. 32–39.

Карякин И.В. Балобан на плато Устюрт: краткие результаты экспедиции 2003 г. – Степной бюллетень. 2004б. №15. С. 40–41.

Карякин И.В. Балобан в России. – Пернатые хищники и их охрана. 2008. №12. С. 28–47.

Карякин И.В. Методические рекомендации по организации мониторинга сокола-балобана в Алтае-Саянском экорегионе. Красноярск. 2010. 122 с.

Карякин И.В., Барабашин Т.О., Мошкин А.В., Паженков А.С., Смелянский И.Э., Рыбенко А.В. Балобан (*Falco cherrug*) в России. – Инвентаризация, мониторинг и охрана ключевых орнитологических территорий России. В. 5. Отв. ред. С.А. Букреев. М., 2005а. С. 48–66.

Карякин И.В., Барабашин Т.О., Мошкин А.В. Балобан в Приаралье. – Пернатые хищники и их охрана. 2005б. №4. С. 44–49.

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. 2005с. №2. С. 42–55.

Карякин И.В., Николенко Э.Г., Потапов Е.Р., Фокс Н. Предварительные результаты проекта по изучению миграции балобана в России. – Пернатые хищники и их охрана. 2005д. №2. С. 56–59.

Карякин И.В., Николенко Э.Г. Результаты мониторинга популяций балобана в Алтае-Саянском регионе в 2008 г., Россия. – Пернатые хищники и их охрана. 2008. №14. С. 63–84.

Карякин И.В., Левин А.С., Коваленко А.В. Балобан в горах Карагатай, Казахстан. – Пернатые хищники и их охрана.

- 2010а. №19. С. 152–163.
- Карякин И.В., Николенко Э.Г., Важов С.В., Митрофанов О.Б. Результаты мониторинга популяции балобана в Алтае-Саянском регионе в 2009–2010 годах, Россия. – Пернатые хищники и их охрана. 2010б. №19. С. 140–151.
- Климанов В.А. Климат Восточной Европы в климатический оптимум голоцене (по данным палинологии). – Развитие природы СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М., 1982. С. 251–259.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской Федерации. М., 2006. 256 с.
- Кожаринов А.В. Динамика растительного покрова Восточной Европы в позднеледниковые – голоцене. Дисс. ... докт. биол. наук. М., 1994. 453 с.
- Корелов М.Н. Отряд Хищные птицы. – Птицы Казахстана. Т. 2. Алма-Ата, 1962. С. 488–707.
- Кот А.Ф. Русский кречет в свете дарвинизма. – Охрана Природы. 1948. №6. С. 66–79.
- Кременецкий К.В., МакДональд К.М., Галабала Р.О., Лавров А.С., Чичагова О.А., Пустовойтов К.Е. Об изменении северной границы ареалов некоторых видов деревьев и кустарников в голоцене. – Ботанический журнал. 1996. Т. 81, №4. С. 10–25.
- Кузьмин Я.В., Орлова Л.А., Зольников И.Д., Игольников И.А. Динамика популяции мамонта (*Mammuthus primigenius* Blum.) в Северной Азии в позднем плейстоцене и голоцене (по радиоуглеродным данным). – Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М., 2001. С. 124–138.
- Левин А.С. Балобан в Казахстане: современное состояние популяций. – Selevinia, 2008. С. 211–222.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. Издание 4-е. Принят Международным союзом биологических наук (International Code of Zoological Nomenclature. Fourt Edition). Пер. с англ. и фр. 2-е испр. изд. русского перевода / Под ред. А.П. Андрияшева и Я.И. Старобогатова. М., 2004. 223 с.
- Мензбир М.А. Птицы (Aves). *Falconiformes* (Дневные хищные птицы) Т. 6. Вып. 1. Петроград, 1916. 344 с.
- Мосейкин В. Алтайский сокол: миф или реальность? – Материалы II Международной конференции по балобану и джеку. Монголия. 1–4 июля 2000. 2001а. С. 160–163.
- Мосейкин В.Н. К вопросу о кречетоподобных соколах Алтая – Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы Международной конференции (XI Орнитологическая конференция). Казань, 2001б. С. 446–448.
- Мошкин А.В. Первая находка балобана на гнездовании в Тюменской области, Россия. – Пернатые хищники и их охрана. 2009. №15. С. 126–127.
- Мошкин А.В. Научно обоснованно ли снижение природоохранного статуса балобана? – Пернатые хищники и их охрана. 2010. №19. С. 37–74.
- Нейштадт М.И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М., 1957. 404 с.
- Оводов Н.Д., Мартынович Н.В. Новые данные по млекопитающим и птицам грота Двуглазка в Хакасии. – Проблемы археологии, этнографии, истории и краеведения Приенисейского края [Сб. к столетию Н.К. Ауэрбаха]. Т. I. Красноярск, 1992. С. 78–83.
- Огуреева Г.Н. Ботаническая география Алтая. М., 1980. 188 с.
- Пучков П.В. Некомпенсированные вымирания в плейстоцене: предполагаемый механизм кризиса. Киев, 1989. 60 с.
- Пфеффер Р. К вопросу о географической изменчивости балобанов. – Пернатые хищники и их охрана. 2009. №16. С. 68–95.
- Пфеффер Р.Г., Карякин И.В. Чинковый балобан – самостоятельный подвид, населяющий северо-запад Средней Азии. – Пернатые хищники и их охрана. 2010. №19. С. 164–185.
- Рековец Л.И., Надаховский А. Эволюция биоценозов пе-риглациальной зоны в позднем плейстоцене Восточной Европы. – Vestnik zoologii. 2007. 41(3). С. 197–206.
- Смирнова О.В., Бобровский М.В., Турубанова С.А., Калякин В.Н. Современная зональность Восточной Европы как результат природного и антропогенного преобразования позднеплейстоценового комплекса ключевых видов. – Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М., 2004. С. 134–147.
- Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны СССР. М., 1990. 727 с.
- Сушкин П.П. Птицы Советского Алтая и прилежащих частей Северо-Западной Монголии. М.–Л., 1938. Т. 1. 316 с., Т. 2. 434 с.
- Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии. М., 1977. 198 с.
- Хотинский Н.А. Палеогеографические основы датировки и периодизации неолита лесной зоны европейской части СССР. – Памятники эпохи неолита. КСИА. №3. М., 1978. С. 7–14.
- Хотинский Н.А. Голоценовые хроносрезы: дискуссионные проблемы палеогеографии голоцена. – Развитие природы СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М., 1982. С. 142–147.
- Юрцев Б.А. Берингия и её биота в позднем кайнозое: синтез. – Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976. С. 202–212.
- Adams J.M. Global land environments since the last interglacial. Oak Ridge National Laboratory, TN, USA, 1997. <<http://www.esd.ornl.gov/qen/nerc.html>>. Downloaded in 10.12.2010.
- Adams J.M. & Faure H. (eds.). QEN members. Review and Atlas of Palaeovegetation: Preliminary land ecosystem maps of the world since the Last Glacial Maximum. Oak Ridge National Laboratory, TN, USA, 1997. <<http://www.esd.ornl.gov/qen/adams1.html>>. Downloaded in 10.12.2010.
- Al. Bowardi, Fox N., Potapov E. and Barton N. Current status of the Saker Falcon (*Falco cherrug*): a global outlook. – Proc. 6<sup>th</sup> World Conference on birds of prey and owls, Budapest, Hungary 18–23 May 2003. Budapest, 2003.
- Anderson E. Who's who in the Pleistocene: a Mammalian Bestiary/ – Quaternary Extinction. Tuscon, 1984. P. 41–89.
- Bedetti C., Pavia M. Reinterpretation of the late Pleistocene Ingarano cave deposit based on the fossil bird associations (Apulia, Aouth-Eastern Italy). – Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia. 2007. Vol. 113, no. 3, 2 pls. P. 487–507.
- Bonifay E., Bassiakos Y., Bonifay M.F., Louchart A., Mourer-Chauvire C., Rereira E., Quinif Y., Salotti M. La grotte de la Coscia (Rogliano, Macinaggio): etude preliminaire d'une nouveau site du Pleistocene superieur de Corse. – Paleo. 1998. 10. P. 17–41.
- Brown L., Amadon D. Eagles, hawks and falcons of the world. 2 Vols. London: Country Life Books, 1968. 945 p.
- Conservation of Saker (*Falco cherrug*) in the Carpathian Basin (LIFE06 NAT/HU/000096). <[http://www.sakerlife.mme.hu/en/content/show?datatype=sat\\_birds](http://www.sakerlife.mme.hu/en/content/show?datatype=sat_birds)> Закачано 12.10.2010.
- De Schauensee R.M. The Birds of China. Pub. Oxford University Press, 1984. 601 p.
- del Hoyo J., Elliot A., Sargatal J. (Eds.). Handbook of the Birds of the World. Vol. 2. New World Vultures to Guineafowl. Barcelona: Lynx Editions, 1994. 638 p.

- de Schauensee R.M. The Birds of China. Oxford, UK: Oxford University Press, 1984. 602 p.
- Dixon A. Saker Falcon breeding population estimates. Part 2: Asia. – Falco. 2009. 33. P. 4–10.
- Dixon A., Ragyov D., Ayas Z., Deli M., Demerdzhiev D., Angelov I., Kmetova E. and Nedialkov N. Population status of breeding Saker Falcons (*Falco cherrug*) in Turkey. Avian Biology Research, 2009. №2 (4). P. 213–220.
- Eastham C., Nicholls M.K., Fox N.C. Morphological variation of the Saker (*Falco cherrug*) and the implications for conservation. Biodiversity and Conservation, 2002. №11. P. 305–325.
- Ellis D.H. What is *Falco altaicus* Menzbier? – J. Raptor Res. 1995. №29(1). P. 15–25. <<http://elibrary.unm.edu/sora/jrr/v029n01/p00015-p00025.pdf>>
- Ellis D.H., Wink M., Moseikin V. El Halcon de Altai: Es un Gerifalte, un Sacre, una Especie diferente, un Mito, un Morfotipo o Fruto de la Imaginacion? – Aecca, 2007. P. 8–19.
- Ferguson-Lees J. and Christie D.A. Raptors of the World. Christopher Helm, London, 2001. 320 p.
- Forsman D. The Raptors of Europe and the Middle East. A Handbook of field Identification. London, 2007. 589 p.
- Fox N., Potapov E. Altai Falcon: subspecies, hybrid or color morph? – Proceedings of 4<sup>th</sup> Eurasian Congress on Raptors, Seville, Spain, 25–29 September 2001. Abstracts. 2001. P. 66–67.
- Gavrilov E., Gavrilov A. The Birds of Kazakhstan (abridged edition). Tethys ornithological research. Vol. II. Almaty, 2005. 228 p.
- Glutz von Blotzheim U.N., Bauer K., Bezzel E. Handbuch der Vogel Mitteleuropas. Vol. 4. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, 1971.
- Kirwan G.M., Boyla K.A., Castel P., Demirci B., Ozen M., Welch H., Marlow T. The birds of Turkey. Christopher Helm. London, 2008. 512 p.
- Kleinschmidt O. Der Formenkreis *Hierofalco* und die Stellung des ungarischen Wurgfalken in demselben. Aquila, 1901. №8. P. 1–48.
- Kleinschmidt O. Sichere Namen für die beiden westlichen Würgfalkenrassen. – Falco. 1939. XXXV. Nr. 2. P. 27–29.
- Kuznetsova T.V., Sulerzhitsky L.D., Siegert Ch. New data on the "Mammoth" fauna of the Laptev Shelf Land (East Siberian Arctic). – The World of Elephant. Roma, 2001. P. 289–292.
- Mackinnon J., Phillips K. A field guide to the birds of China. Oxford University Press. New York, 2000. 93 p.
- Marco A.S. Avian zoogeographical patterns during the quaternary in the Mediterranean region and paleoclimatic interpretation. – Ardeola. 2004. 51. P. 91–132.
- Markova A.K., Smirnov H.G., Kozharinov A.V. Late Pleistocene Distribution and Diversity of Mammals in Northern Eurasia (Paleofauna, Database). – Paleontologia I Evolucion. 1995. T. 28–29. P. 5–143.
- Martin P.S. Prehistoric Overkill. The Global Model. – Quaternary Extinctions. Tuscon, 1984. P. 354–403.
- Moseikin V., Ellis D.H. Ecological aspects of distribution for Saker Falcons *Falco cherrug* and Altai Gyrfalcons *F. altaicus* in the Russian Altai. – Raptors Worldwide / R.D. Chancellor and B.-U. Meyburg eds. WWGBP/MME, 2004. P. 693–703.
- Mouret-Chauvire C. Les oiseaux du Pleistocene moyen et supérieur de France. – Docum. Lab. Geol. Lyon. 1975. №64. P. 1–624.
- Nittinger F., Gamauf A., Pinsker W., Wink M., Haring E. Phylogeography and population structure of the Saker Falcon (*Falco cherrug*) and the influence of hybridization: mitochondrial and microsatellite data. – Molecular Ecology. 2007. №16. P. 1497–1517.
- Nuttinger F., Haring E., Pinsker W., Wink M. and Gamauf A. Out of Africa? Phylogenetic relationships between *Falco biarmicus* and the other hierofalcons (Aves: Falconidae). – Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 2005. Vol. 43, Issue 4. P. 321–331.
- Owen-Smith N. Pleistocene extinctions: the pivotal role of megaherbivores. – Paleobiology. 1987. Vol. 13. P. 151–162.
- Owen-Smith N. Megafaunal extinctions: the conservation message from 11000 Years BP. – Conservation Biology. 1989. Vol. 3. №4. P. 405–412.
- Potapov E., Ma Ming. The highlander: the highest breeding Saker in the world. – Falco. 2004. №23. P. 10–12.
- Potapov E., Sale R. The Gyrfalcon. T&A Poyser. A.C. Black/Yale University Press, 2005. 360 p.
- Potapov E., D. Sumya, S. Gombobaatar, Fox N.C. Mongolian Altai Survey 2001 – Falco. 2002. №19. P. 9–10.
- Ragyov D., Kmetova E., Dixon A., Franz K., Koshev Y., Nedialkov N. Saker Falcon (*Falco cherrug*) Reintroduction in Bulgaria. Feasibility study. Sofia, 2009. 62 p. <[http://www.europeanraptors.org/documents/Saker\\_Falcon\\_Reintroduction\\_in\\_Bulgaria\\_Feasibility\\_Study.pdf](http://www.europeanraptors.org/documents/Saker_Falcon_Reintroduction_in_Bulgaria_Feasibility_Study.pdf)>
- Ray N., Adams J. M. A GIS-based Vegetation Map of the World at the Last Glacial Maximum (25,000–15,000 BP). – Internet Archaeology. 2001. №11. <[http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/pubs/ray2001/ray\\_adams\\_2001.pdf](http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/pubs/ray2001/ray_adams_2001.pdf)>
- Silverman B.W. Density Estimation for Statistics and Data Analysis. New York: Chapman and Hall, 1986. 175 p.
- Simmons T., Nadel D. The avifauna of the early epipalaeolithic site of Ohalo 2 (19.400 years BP), Israel: species diversity, habitat and seasonality. – J. Osteoarcheol. 1998. №8. P. 79–96.
- O. Shagdarsuren, D. Sumya, Potapov E., S. Gombobataar, Fox N. Saker Falcon in Mongolia: numbers and distribution. – Proceedings of the second International Conference on Saker Falcon and Houbara Bustard / E. Potapov, Banzragch S., N. Fox and N. Barton (eds.). Ulanbataar, Mongolia 1–4 July 2000. Ulanbataar, 2001. P. 25–33.
- D. Shijirmaa, S. Banzracgh, Fox N.C and E. Potapov. 2000. The Saker Falcon *Falco cherrug* in Mongolia. – Raptors at risk / R. Chancellor and B.U. Meyburg (eds.). World Working Group of Birds of Prey, Johannesburg 1998. Johannesburg, 2000. P. 263–268.
- Tomek T., Bochenki Z.M. Weichselian and Holocene bird remains from Komarowa Cave, Central Poland. – Acta zoologica cracoviensia. 2005. 48a(1–2). P. 43–65.
- Tyrberg T. Pleistocene birds of the Palearctic: A Catalogue. – Publ. Nuttal Ornith. Club. 1998. №27. P. 1–720.
- Tyrberg T. Pleistocene birds of the Palearctic. 2008. <<http://w1.115.telia.com/~u11502098/pleistocene.pdf>> Downloaded 10/09/2010.
- Vaurie C. Systematic Notes on Palearctic Birds. No. 45. Falconidae: The Genus *Falco* (Part 2). – American Museum Novitates. 1961. 2038. P. 1–24.
- Vaurie C. The Birds of the Palearctic Fauna. Non-Passeriformes. H & F Witherby, London, 1965. 763 p.
- Zhan X., Dixon A., Bruford M.W., Bagyura J., Chavko J. Population Genetic Structure of Eurasian Saker Falcons. – The proceedings of the International Conference "Conservation of the Saker Falcon (*Falco cherrug*) in Europe: Sharing the results of the LIFE06 NAT/H/000096 "Conservation of the *Falco cherrug* in the Carpathian Basin" Project". Bükk National Park Directorate, Eger, Hungary, 16–18 September 2010. Eger, 2010. P. 29.



**Рис. 8.** Типичные фенотипы балобанов, соответствующие подвидам: 1 – Обыкновенный балобан (*F. ch. cherrug*), 2 – Чинковый балобан (*F. ch. aralocaspicus*), 3 – Центральноазиатский балобан (*F. ch. milvipes*), 4 – Монгольский балобан (*F. ch. progressus*), 5 – Тибетский балобан (*F. ch. hendersoni*). Фото И. Карякина (1, 2, 4), А. Левина (3) и Е. Потапова (5).

**Fig. 8.** Typical phenotypes of Sakers, according to subspecies: 1 – Common Saker Falcon (*F. ch. cherrug*), 2 – Chink Saker Falcon (*F. ch. aralocaspicus*), 3 – Central Asian Saker Falcon (*F. ch. milvipes*), 4 – Mongolian Saker Falcon (*F. ch. progressus*), 5 – Tibetan Saker Falcon (*F. ch. hendersoni*). Photos by I. Karyakin (1, 2, 4), A. Levin (3) and E. Potapov (5).



**Рис. 9.** Переходная форма от западных балобанов к восточным, населяющая зону контакта ареалов обеих форм: сибирский балобан (*F. ch. saceroides*). Фото И. Карякина.

**Fig. 9.** Transitional form between Western and Eastern Sakers, inhabiting the zone of intergradation of their ranges: Siberian Saker Falcon (*F. ch. saceroides*). Photos by I. Karyakin.