

Reviews and Comments

ОБЗОРЫ И КОММЕНТАРИИ

The Role of Hybridisation in Origin of Forms in the Hierofalco Complex

РОЛЬ ГИБРИДИЗАЦИИ В СТАНОВЛЕНИИ ФОРМ КРУПНЫХ СОКОЛОВ КОМПЛЕКСА HIEROFALCO

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

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

Contact:

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

Резюме

В статье анализируются и критикуются высказанные разными исследователями гипотезы о гибридогенном происхождении восточных балобанов, туркестанского балобана (*Falco cherrug coatsi*) и алеутского сапсана (*Falco peregrinus pealei*). На основании сопоставления генетических, морфологических, экологических и поведенческих особенностей разных видов комплекса *Hierofalco* высказывается предположение о независимом друг от друга происхождении западных и восточных балобанов, конвергентной природе их морфологического сходства и предлагается рассматривать их в качестве независимых таксонов того же ранга, что и другие представители комплекса – ланнер (*Falco biarmicus*), кречет (*Falco rusticolus*), лаггар (*Falco jugger*) и австралийский чёрный сокол (*Falco subniger*).

Ключевые слова: пернатые хищники, хищные птицы, соколы, балобан, *Falco cherrug*, сапсан, *Falco peregrinus*, ланнер, *Falco biarmicus*, кречет, *Falco rusticolus*, лаггар, *Falco jugger*, *Hierofalco*, полувид, политипический вид.

Поступила в редакцию: 29.01.2012 г. **Принята к публикации:** 29.02.2012 г.

Abstract

This article presents the analysis and the criticism of the hypotheses on hybrid origin of the Eastern Saker Falcon, *Falco cherrug coatsi* and *Falco peregrinus pealei*, expressed by different researchers. Based on comparing genetic, morphological, ecological and behavioural peculiarities of different species of the *Hierofalco* complex, the Eastern and Western Sakers are assumed to have independent origin from each other with their morphological similarity being convergent. Therefore, the suggestion is made to recognize them as independent taxons with the same status as other representatives of the complex (Lanner Falcon *Falco biarmicus*, Gyrfalcon *Falco rusticolus*, Laggar Falcon *Falco jugger*, Black Falcon *Falco subniger*).

Keywords: raptors, birds of prey, falcons, Saker Falcon, *Falco cherrug*, Peregrine Falcon, *Falco peregrinus*, Lanner Falcon, *Falco biarmicus*, Gyrfalcon, *Falco rusticolus*, Laggar Falcon, *Falco jugger*, *Hierofalco*, semispecies, polytypical species.

Received: 29/01/2012. **Accepted:** 29/02/2012.

Комплекс видов крупных соколов (*Hierofalco*) традиционно привлекал внимание исследователей. Чего стоят имена только российских учёных (М.А. Мензбир, П.П. Сушкин, Б.К. Штегман, Г.П. Дементьев, Е.В. Козлова и др.), пытавшихся разобраться в этих загадочных птицах! Именно исследования систематических взаимоотношений видов этой группы наткнули О. Кляйншильда (1901) на идею о существовании в природе «кругов форм» (*Collectio formarum*, более известные под немецким названием *Formenkreise*), в которых несколько молодых видов (полувидов) объединены в один надвид или, как его сегодня принято называть – политипический вид. Идея оказалась плодотворной и зоологами было обнаружено множество подобных политипических видов, образованных зачастую резко отличающимися

The species of the *Hierofalco* complex have always attracted the researchers' attention. Precisely the study of the taxonomic relations between the species of this group gave O. Kleinschmidt (1901) the idea of existence of "circles of forms" (*Collectio formarum*, better known by the German name *Formenkreise*), in which several young species (semispecies) are put together into one superspecies, or how it is commonly called today, a polytypical species. The idea turned out to be fruitful and zoologists discovered a multitude of such polytypical species, partly represented by forms strongly differing morphologically and ecologically, which nevertheless are able to give fertile offspring. Genetic research of the last decades has confirmed existence of polytypical species as well, though in some cases the conclusions have not yet been adopted in

Мексиканский сокол (*Falco mexicanus*) – вверху (фото из архива Планеты птиц) и балобан (*Falco cherrug*) – внизу (фото И. Калякина). Мексиканский сокол, генетически очень близкий сапсанам, своей внешностью и образом жизни гораздо больше похож на балобана, с которым его связывает лишь весьма отдалённое родство.

Prairie Falcon (*Falco mexicanus*) – upper (photo from Planet of Birds) and *Saker Falcon* (*Falco cherrug*) – bottom (photo by I. Karyakin). The Prairie Falcon, which is genetically very close to the Peregrine Falcon, shows greater similarities to the Saker Falcon in terms of appearance and way of life, although they are only distant relatives.

друг от друга морфологически и экологически формами, способными, тем не менее, скрещиваться и давать плодовитое потомство. Достаточно упомянуть многочисленные «виды» благородных оленей или диких баранов. Генетические исследования последних десятилетий также подтвердили наличие полигипотипических видов, хотя в некоторых случаях их выводы не пробиваются в практику систематиков. Например, в рассматриваемой нами группе крупных соколов (ланнеры *Falco biarmicus*, балобаны *F. cherrug*, австралийские соколы *F. subniger*, кречеты *F. rusticolus* и лаггары *F. jugger*), которых принято считать видами, генетические различия выражены не больше, чем между многими формами сапсанов (*Falco peregrinus*), которых принято считать подвидами (Wink et al., 2007). Связано это с тем, что генетическая дистанция далеко не всегда адекватно проявляется в облике и особенностях экологии животных. Например, мексиканский сокол (*Falco mexicanus*), генетически очень близкий сапсанам, своей внешностью и образом жизни гораздо больше похож на балобана, с которым его связывает лишь весьма отдалённое родство.

В попытке разрешить эту проблему В. Баумгарт, например, в многочисленных публикациях (Baumgart, 1978, 1997, 2008, 2010) пытается продвинуть идею о введении, наряду с традиционным латинским названием, дополнительного критерия, так называемой эко-функциональной позиции (ЭФП) таксона. Это понятие, близкое к экологической нише, но более специальное, смысл которого легче всего объяснить на конкретных примерах. Например, на юго-востоке Казахстана балобаны зачастую живут в тех же биотопах, что и курганники (*Buteo rufinus*), поселяясь в гнёздах этих канюков, и нередко имеют идентичный спектр питания, то есть, занимают одну и ту же экологическую нишу. Однако способы, которыми они добывают



the practice of systematics. For instance, in the *Hierofalco* complex being discussed in this publication (Lanner Falcon *Falco biarmicus*, Saker Falcon *F. cherrug*, Black Falcon *F. subniger*, Gyrfalcon *F. rusticolus* and Laggar Falcon *F. jugger*) and which representatives are commonly called species, genetic difference isn't greater than between many forms of Peregrine Falcons which are considered as subspecies (Wink et al., 2007). This is due to the fact that the genetic distance isn't always showed equally in the outward appearance and the ecological peculiarities of the animals. For example, the Prairie Falcon *Falco mexicanus*, which is genetically very close to the Peregrine Falcon, shows greater similarities to the Saker Falcon in terms of appearance and way of life, although they are only distant relatives.

In numerous publications W. Baumgart (1978, 1997, 2008, 2010) tries to establish the idea of an additional criterion to go along with the traditional Latin name, the eco-functional position (EFP) of the taxon. Accordingly, the EFP of the Prairie Falcon is similar to those of the Saker Falcon.

Considering two polytypical species aforementioned, *Hierofalco* and the Peregrine Falcon, having the genetic differences between their forms to be the same range, and operating with the term EFP, we can answer the question why ornithologists tend to consider Lanners, Gyrfalcons and Saker Falcons to be species, whereas *F. peregrinus*

одних и тех же животных, разительно отличаются и определяются особенностями морфологии и физиологии хищников. Мне приходилось в местах, где гнездятся шахины (*Falco pelegrinoides*), находить пары балобанов, охотящихся исключительно на птиц, что, однако, не делает их шахинами, хотя они и занимают иногда идентичную экологическую нишу. Как в первом, так и во втором случае балобанов отличала от курганников и шахинов их эко-функциональная позиция.

Таким образом, ЭФП мексиканского сокола подобна таковой балобана. Идея введения ЭФП, на мой взгляд, трудно воплотимая, поскольку невозможно одним или несколькими словами описать невероятное множество эко-функциональных позиций, существующих в природе, однако понятием ЭФП мне хотелось бы воспользоваться в дальнейших рассуждениях. Возвращаясь к упомянутым выше двум политипическим видам, крупным соколам и сапсанам, у которых генетические различия между образующими их формами примерно одного порядка, можно, оперируя этим понятием, отыскать ответ на вопрос, почему орнитологи склонны в ланнерах, кречетах и балобанах видеть виды, а алеутского (*Falco p. pealei*), тундрового (*Falco p. calidus*) или кавказского (*Falco p. brookei*) сапсанов считают подвидами: ЭФП ланнеров, кречетов и балобанов различаются гораздо сильнее, чем ЭФП разных форм сапсанов.

Обширные генетические исследования различных форм крупных соколов последних лет, сведения, по-

Представители Hierofalco-комплекса: австралийский сокол (*F. subniger*) – вверху и алтайский балобан тёмной морфы – внизу. Они похожи друг на друга, но их ареалы разделяют тысячи километров. Фото Д. Кляйнера и О. Белялова.

Representatives of Hierofalco complex: Black Falcon (*F. subniger*) – upper and the dark morph of the Altai Saker Falcon – bottom. They are similar to each other, but their ranges are separated by thousands of kilometers Photos by D. Kleinert and O. Belyalov.



nus pealei, brookei, calidus are called subspecies: the EFP of Lanners, Gyrfalcons and Saker Falcons differ much more from each other than the EFP of the different forms of Peregrine Falcons. Extensive genetic studies of various forms of *Hierofalco* during the recent years, data obtained in the course of breeding and hybridisation of these birds in captivity, along with new data on their spreading and way of life, have once again initiated attempts to reconstruct the history of origin, the ways of spreading and the evolution of this polytypical species. I would like to discuss the role of hybridisation for origin of the *Hierofalco* complex – a topic on which there have been theories in some publications regarding this question. The first detailed description of the results of the research on the genetic structure of the Saker population and of the species' position among the other representatives of the *Hierofalco* complex I encountered in F. Nittinger's thesis (2004). Very interesting results have been obtained by comparing the distribution of nearly 90 haplotypes (haploid genotypes) on the cytochrome B taken from the mitochondrial DNA. They turned out to be separated into two large groups. Gyrfalcons and Laggars showed only haplotypes of group A, whereas Saker Falcons and Lanners were found to have both haplotypes of groups A and B. It wasn't easy to interpret the chart showing the family relations between the haplotypes found (fig. 1). Concerning the Gyrfalcons, the results were more or less what one would have expected: all haplotypes of this species belong to one group, are closely related and, judging by the little variety they show (although the samples were collected virtually in all parts of the species' distribution areas in the Palaearctic, as well as the Nearctic), have had little time to mutate. That is to say, the Gyrfalcon is a young, genetically uniform species. The case of the Saker Falcons is much more complicated. Not only do they possess haplotypes of both groups – their central haplotypes of groups A and B are separated by six mutational steps, five of which were proven only in Lanner Falcons (on the picture it's the pink circles found only in lanners). It gets even more complicated if you take into consideration where the samples with these haplotypes were collected. Given the fact that in the Western part of the species range nearly all Saker Falcons (94%) have haplotypes of group B (evidence suggests that 6% of the haplotypes belonging to group A are the result of "pollution" of

Алтайский балобан (*Falco [cherrug] altaicus*) является уникальной формой, споры вокруг таксономического статуса которой продолжаются более 100 лет.

Фото И. Калякина.

*Altai Saker Falcon (*Falco [cherrug] altaicus*) is a unique form, taxonomic status of which is debated for over a hundred years. Photo by I. Karyakin.*

лученные в ходе разведения и гибридизации этих птиц в неволе, наряду с новыми данными по их распространению и образу жизни, вновь инициировали попытки реконструировать историю возникновения, пути расселения и эволюции этого политечнического вида. К сожалению, подчас легкомысленное отношение специалистов по молекулярной биологии к сведениям по подвидовому делению и географическому распространению разных форм, полученным традиционными методами орнитологии, с одной стороны (Nittinger, 2004; Nittinger et al., 2005; Nittinger et al., 2007; Wink et al., 2007), и игнорирование результатов генетических исследований или поверхностный характер их интерпретации со стороны орнитологов (например, Пфандер, 2012; Пфеффер, 2010; Калякин, 2011) – с другой, привели к тому, что в исследовании филогении, систематики и таксономии крупных соколов всё ещё достигнут очень скромный прогресс в сравнении с представлениями, сформировавшимися благодаря научной интуиции и неординарности мышления орнитологов старой школы, подобных П.П. Сушкину или О. Кляйншильду. Мне хотелось бы коснуться роли гибридизации в становлении группы *Hierofalco*, предположения о которой высказывались в некоторых из перечисленных выше публикаций.

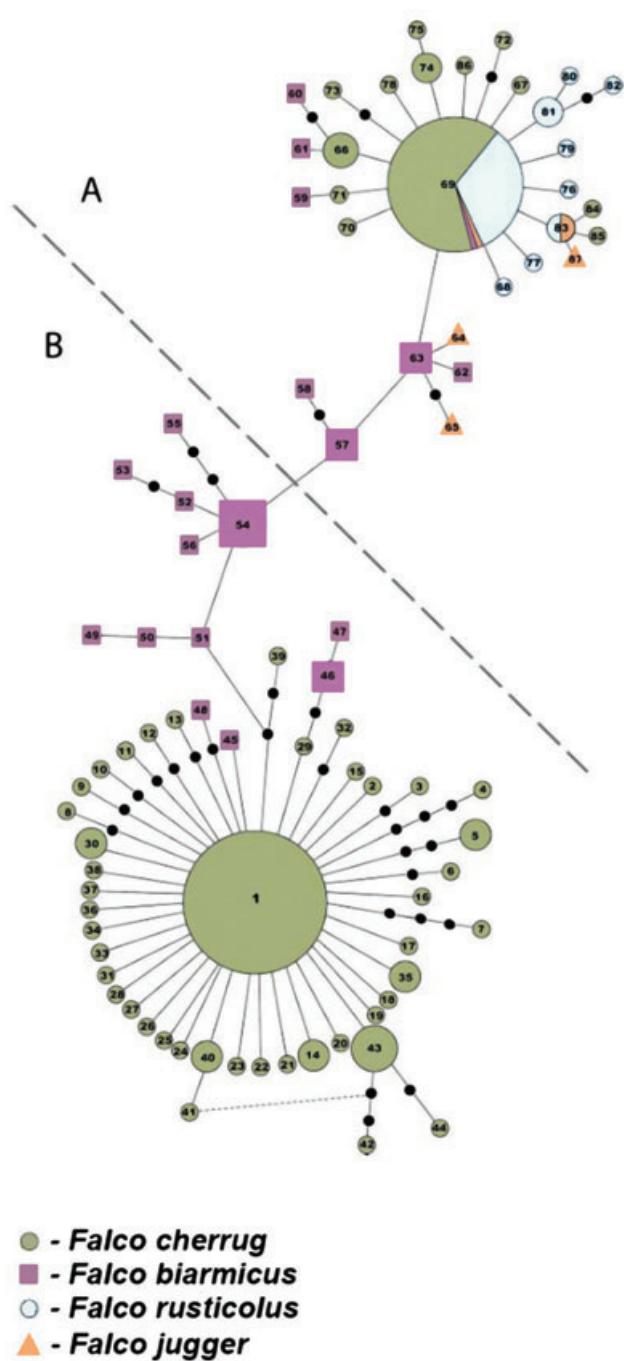
Впервые с детальным описанием итогов исследования генетической структуры популяций балобанов и позиции этого вида среди других представителей комплекса *Hierofalco* мне удалось познакомиться в работах Ф. Ниттингера, в том числе в реферате её докторской диссертации (Nittinger, 2004). Пожалуй, наиболее интересные результаты были получены в ходе сравнения распределения почти 90 гаплотипов (гаплоидных генотипов) по цитохрому В, выделенных из митохондриальной ДНК. Оказалось, что они распадаются на две большие группы. Только гаплотипы группы А были обнаружены у кречетов и лаггаров, в то время как у балобанов и ланнеров были выявлены как гаплотипы группы А, так и группы В. Лучше всего получить впечатление о распределении гаплотипов



the regional gene pool by the offspring Eastern Saker Falcons which are bred in large numbers in Europe and “get lost” during flights, training or hunting), then you could tell at first glance that they occur along with the haplotypes of group A and roughly in the same proportion from the Volga to Eastern Mongolia. The central position of the majority of the Lanners’ haplotypes in the diagram connecting like a bridge both groups of the Sakers’ haplotypes, as well as their comparatively large range of variety, allowed F. Nittinger to suppose that they are the closest to the original form of large falcons and that the *Hierofalco* complex itself has got African origin. Attempting to explain the fact that Saker Falcons have two haplotype groups which are not connected by transitional forms, she discusses several hypotheses. According to one of these hypotheses, Central European Sakers might have “lost” all haplotypes of group A for an unknown reason. Even theoretically, this is difficult to imagine.

In their publication on the phylogenetic relation between the Lanner Falcon and other species of the *Hierofalco* complex (Nittinger et al., 2005) the authors give preference to another scenario according to which, the ancient Lanners invaded Eurasia from Africa in three waves. One of them, starting from the Eastern Mediterranean region, led to the colonization of India, and as a result, served for the formation of the Laggar Falcon. Another wave from the Western Mediterranean to the Northern Palearctic resulted in developing the Gyrfalcon, and, finally, the third wave from East Africa to Central Asia formed the Saker Falcon with group B haplotypes. After that, the ranges of Gyrfalcons and Saker Falcons were overlapping at some time or another, and in the process of hybridisation Saker Falcons “took” group A haplotypes from Gyrfalcons. However, it is

среди разных видов крупных соколов по рисунку (рис. 1) из интересной публикации на эту тему (Nuttinger et al., 2007). Фигурами разного цвета обозначены гаплотипы, обнаруженные у балобанов, кречетов, ланнеров и лаггаров. Цифрами обозначены разные разновидности гаплотипов, а размер знака с той или иной цифрой говорит об относительной частоте их встречаемости. Пунктирная линия на схеме обозначает границу между гаплотипами групп А и В. Мне как человеку, мало связавшему в молекулярной биологии, трудно понять, почему авторы статьи провели границу между обеими группами гаплотипов



not really clear how the Sakers managed to get more group A haplotypes (13 in total) from the Gyrfalcons than until now could be found in Gyrfalcons themselves (8), and how Gyrfalcons on the other hand could save themselves from Sakers' group B haplotypes. The second problem was solved by I. Karyakin (2011), who is another supporter of this hypothesis, by making use of an idea of P. Pfander (1994) which proposes that the forest belt, which developed in the process of warming after the last ice age, split the breeding range of the Gyrfalcon into a main part located to the North of the forest belt and one or several isolated areas in the mountains at its Southern border. Expanding to the Northeast, Saker Falcons gradually assimilated the Southern Gyrfalcons, and, by this process, obtained the haplotypes of the assimilated species. However, I. Karyakin didn't answer the question how the Saker Falcons, having swallowed the Southern Gyrfalcon and taken its group A haplotypes, were able to rid of group B haplotypes entirely (!). Due to the fact that the haplotypes of the mitochondrial DNA are inherited only through the maternal line, such a scenario theoretically would be possible, if all mixed pairs in the process of hybridisation would have consisted of male Saker Falcons and female Gyrfalcons. Something like that is hard to imagine.

Can there be any solution to the problem of the Eastern Sakers' origin, which would explain the distribution of haplotypes, the data on morphology and way of life, as well as the current geographical localization of

Рис. 1. Сеть из 87 митохондриальных гаплотипов четырёх видов Hierofalco. Каждый знак соответствует одному гаплотипу, его размер пропорционален частоте встреч этого гаплотипа. Маленькими чёрными точками обозначены ещё не выявленные виды гаплотипов, а соединительные линии представляют собой одно-мутационные шаги. Штриховой линии показана граница между двумя основными группами гаплотипов (А и Б). Коды видов соколов на схеме: зелёный кружок – балобан (*F. cherrug*), розовый квадрат – ланнер (*F. biarmicus*), синий круг – кречет (*F. rusticolus*), оранжевый треугольник – лаггар (*F. jugger*) (Nuttinger et al., 2007).

Fig. 1. Network of the 87 mitochondrial haplotypes of the four *Hierofalco* species. Each figure represents one haplotype, its size is proportional to the frequency of that haplotype. Small black dots stand for missing haplotypes and connecting lines represent single-mutation steps. The hatched line indicates the split between the two major haplotype groups (A and B). Codes of the *Falco* species in the study areas: green circle – Saker Falcon (*F. cherrug*); purple square – Lanner Falcon (*F. biarmicus*); blue circle – Gyrfalcon (*F. rusticolus*); orange triangle – Laggar Falcon (*F. jugger*). (Nuttinger et al., 2007).

именно там, где она обозначена. Исходя из особенностей распространения ланнеров в Африке, напрашивается вывод, что Сахара делит область распространения этих соколов на два хорошо изолированных региона, в которых птицы не имеют ни одного общего гаплотипа. Тогда все ланнеры подвидов *abissinicus* и *biarmicus* образовывали бы монолитную южную группу, с гаплотипами группы В, а *erlangeri* и *tapurpterus* – северную, с гаплотипами А. В таком случае граница между двумя группами гаплотипов должна была бы проходить между гаплотипами 57 и 63. Хорошо видно, что у балобанов группы А самый многочисленный гаплотип №69, а в группе В – №1. Они оба не только самые многочисленные, но и в системе «родственных отношений» гаплотипов своих групп занимают исходное, центральное положение. Поэтому в дальнейшем мы будем их называть «центральными гаплотипами» своих групп, а остальные являются их дериватами. Большинство дериватов образовались в результате одного мутационного шага (single step mutation), на схеме каждый такой шаг обозначен линией, соединяющей два соседних знака. Гораздо реже встречаются дериваты более высоких степеней. Можно, например, подсчитать, что между центральными гаплотипами группы А и В шесть подобных мутационных шагов. Кстати, чёрным цветом обозначены гаплотипы, пока ещё не обнаруженные у обследованных крупных соколов, но их наличие можно «вычислить», они маркируют мутационные этапы, пройденные дериватами от центральных гаплотипов. Так, в группе В центральный гаплотип №1 отделяют от его деривата, гаплотипа №4, не один, а четыре облигаторных мутационных шага, хотя три промежуточные формы до сих пор не удалось выявить.

Схему, графически представляющую родственные связи выявленных гаплотипов, оказалось непросто интерпретировать. С кречетами более или менее ожидаемая картина: все гаплотипы этого вида относятся к одной группе, связаны тесными родственными отношениями и, судя по их малому разнообразию (хотя пробы были получены практически из всех частей ареала вида как в Палеарктике, так и в Неарктике), имели мало времени, чтобы мутировать. То есть, кречет молодой, генетически однородный вид. Куда сложнее с балобанами. Мало того, что у них есть гаплотипы обеих групп, чтобы добраться от ближнего зелёного кружочка из группы А

different forms of the complex of large falcons? A positive answer to this question is only possible if we assume that the Eastern and the Western Saker Falcons have different origins and that their great similarity is of convergent nature. In other words, the Western and the Eastern Sakers are kind of species-twins, and if the scientific name of the first, *Falco cherrug* Gray, doesn't evoke any doubts, then the Eastern Sakers perhaps should be called the Altai Falcon (*Falco alticus* Menzbier), for it's precisely this form of Eastern Sakers which was first described as a separate species. It is logical to suppose that developing the two genetically and ecologically so closely related species like the Western and the Eastern Saker Falcons is only possible through isolation. I presume that in the first place, the "temporal isolation" played the decisive role – that is to say, these two species originated at different periods of time, and the Western Saker is a much older form than the Eastern Saker. There are at least two facts that speak in favour of this theory. First, the number of known derives of the central haplotype of Western Saker Falcons (43) is nearly four times higher than those of the Eastern Sakers' central haplotype (12). Second, the invasion of Eurasia by the ancient Lanners, the supposed ancestors of the Western Saker having haplotypes of group B, is likely to have taken place in the distant past. The current picture of the distribution of the Lanners' haplotypes affirms this assumption: group B haplotypes can only be found in subspecies that inhabit south of the Sahara, and the closest family relation to the central, original haplotype of the Western Sakers, being only two mutational steps behind it, was found in the Lanners in South Africa. That means, the ancestors of the Western Saker Falcons must have come to Eurasia before the formation of the Lanners' subspecies in its modern status took place. On the contrary, you could imagine the spread of Lanners with group A haplotypes, which inhabit North Africa, the Middle East, Southern Europe and Asia Minor, today as well. Another point that speaks in favour of the theory that the wave of spreading through which Eastern Saker Falcons and Gyrfalcons came into being took place at a later period is the fact that the central haplotype of these falcons (Nr. 69) can also be found in *F. biarmicus feldwegii*. As the difference of outward appearance between the Lanners' subspecies is much more subtle than those of Saker Falcons or Gyrfalcons, it is perfectly

Балобан.
Фото И. Калякина.
Saker Falcon.
Photo by I. Karyakin.



до следующего из группы В надо пройти пять мутационных шагов, и всё по «чужой территории» (на рисунке это гаплотипы розового цвета, обнаруженные только у ланнеров). Картина еще больше осложняется, если посмотреть, откуда были получены пробы с выявленными гаплотипами. Если на западе ареала вида почти все (94%) балобаны имеют гаплотипы группы В (причём, многое говорит за то, что 6% гаплотипов группы А – результат «засорения» местного генофонда за счёт потомков в массе разводимых в Европе балобанов восточных подвидов, которые во время облёта, тренировок или на охоте «отбывают» у сокольников и разводителей), то от Волги и до Восточной Монголии они, на первый взгляд, идут вперемешку с гаплотипами группы А и представлены примерно в равной пропорции. Центральное положение в схеме большинства гаплотипов ланнеров, связывающих наподобие моста обе группы гаплотипов балобанов, а также их относительно большое разнообразие, позволили Ф. Ниттингер предположить, что они наиболее близки к исходной форме крупных соколов и что сам комплекс *Hierofalco* имеет африканское происхождение. Пытаясь же объяснить наличие у балобанов двух не связанных переходными формами групп гаплотипов, она обсуждает несколько гипотез. По одной из них центрально-европейские балобаны могли по какой-то причине «потерять» все гаплотипы группы А. Увы, за неимением лучшего ответа, вынужден был к этой конфузной версии, при попытке найти объяснение тому факту, что западные балобаны имеют только гаплотипы группы В, присоединиться и автор настоящей статьи (Пфеффер, 2009). Причём, если Ф. Ниттингер в своём сценарии исходила из ошибочного представления о том, что, как западные, так и восточные подвиды имеют гаплотипы обеих групп, я был абсолютно уверен и пытался в той статье доказать, что восточные подвиды имеют

legitimate to suppose that their main traits emerged and were “conserved” a long time ago, and that the ancient Lanners possessed them already. Taking this assumption as our starting point, we could attempt to reconstruct the outward appearances of the Sakers’ and the Gyrfalcons’ ancestors.

The Lanner subspecies which lives the farthest north of its breeding range, the *feldeggii*, differs from the other subspecies by its large size and – in its adult plumage – by the stronger developed dark markings on the underparts which have the character of horizontal bars along the sides and on the undertail coverts, and by the darker brown colour of the crown with blackish stripes. Continuing this tendency in Northern direction (increase in size and the stages of development of the markings on the underparts, as well as the further darkening of the crown colouring), we get falcons, which are amazingly similar to *F. ch. hendersoni* or the pale form of the Altai Falcon, so-called *F. [ch.] lorenzi*. Another possible way of reconstruction is trying to select only those traits of the colour pattern of plumage, which are noted for *F. biarmicus feldeggii* as well as the Gyrfalcon and the Saker Falcon. In this case we would get the result that out of all modern forms of Sakers and Gyrfalcons, the *F. ch. hendersoni* and *F. ch. lorenzi* show the most similarity in their colour patterns. Speculations like these led me to the assumption that *F. ch. hendersoni* and Altai Falcons are more archaic forms which are very close to the common ancestor of the Eastern Saker Falcons and the Gyrfalcons in terms of size and appearance (Pfeffer, 2009). Following E. Potapov, R. Sale (2005) and I. Karyakin (2011), this ancestor could be called “proto-falcon”. This does not mean that I put an equals sign between these two forms of Sakers and the proto-falcon.

Having found the means to compensate the climate warming and the accompanying changes of biocenoses by moving to highlands, they found a refuge in the high mountain plateaus of Tibet and Altai-Sayan, which ecologically barely differed from the cold steppes at the end of the last ice age (tundra steppes). By this, they were able to preserve some traits of the ancestral form. Presumably, the proto-falcon was slightly larger, the colour of its upperparts was even more dominated by greyish-blue shades, its wings were comparatively short and the rectrices had narrower tips, and, finally, it had also a dark morph predominantly inhabiting those regions where the modern Altai Fal-

только гаплотипы группы А, а западные — группы В! В публикации о филогенетических взаимоотношениях ланнеров с другими видами комплекса *Hierofalco* (Nittinger et al., 2005) авторы фаворизируют другой сценарий, по которому древние ланнеры проникали в Евразию из Африки тремя волнами. Одна из них, исходившая из Восточного Средиземноморья, привела к колонизации Индии и в итоге послужила формированию лаггаров. Другая волна, из Западного Средиземноморья в Северную Палеарктику, дала начало кречетам и, наконец, третья, из Восточной Африки в Центральную Азию, сформировала балобанов с гаплотипами группы В. Затем ареалы кречетов и балобанов когда-то пришли в соприкосновение и в процессе гибридизации балобаны «подхватили» у кречетов гаплотипы группы А. Правда, не совсем понятно, как балобаны ухитрились заполучить от кречетов больше гаплотипов группы А (всего 13), чем до сих пор было выявлено у кречетов (8) и как, в свою очередь, кречеты убереглись от балобановых гаплотипов группы В? И.В. Карякин (2011), являющийся также сторонником этой гипотезы, воспользовавшись идеей, выдвинутой П.В. Пфандером (1994), о том, что разившийся в процессе последникового потепления лесной пояс расчленил гнездовой ареал кречета на основную часть, лежащую к северу от лесного пояса и один или несколько горных изолятов у его южной границы, предположил, что в ходе экспансии на северо-восток балобаны постепенно ассимилировали южных кречетов, обзаведясь таким образом гаплотипами поглощённого вида. И не только гаплотипами. По мнению И.В. Карякина, образовавшиеся в итоге гибридизации с кречетами восточные балобаны своей морфологией и экологией ближе к кречетам, чем к западным балобанам. Мнение, с которым мне трудно согласиться. Размеры, пропорции, лётные качества и способы добывания пищи восточных балобанов, то есть, их ЭФП практически идентична таковой западных балобанов и существенно отличается от кречетиной. Степень морфологических и экологических различий между восточными балобанами и кречетами я бы сопоставил с таковой бурого и белого медведей (*Ursus arctos*, *U. maritimus*). Это сравнение мне кажется удачным и потому, что есть целый ряд параллелей: эти два вида медведей эволюционно разошлись примерно в тот же период, что и кречеты с балобанами, они также способны гибридизировать

cons can be found. If the *F. ch. hendersoni* and the Altai Falcons carry the older, more conservative traits, it seems logical to suppose that the bigger the difference of the other races of Eastern Sakers, the longer was the way they went from the original form. Following this line of thought, you have to admit that the Chink Sakers (*Falco ch. korelovi*) deserve the name “*progressus*” much more than the Mongolian Sakers (*Falco ch. progressus*) do. Moreover, if you mentally proceed in the tendency of changes of the Eastern Sakers’ outward appearance (reduction of horizontal markings, disappearance of bluish shades in the colouring of the upperparts, reduction in size and pronunciation of age dimorphism), you will inevitably get the image of the Western Saker Falcon or the Laggar, for instance. For me, this is another point in favour of the theory that the Western Sakers are significantly older than the Eastern. They have had more time for adaptive transformation and show more difference from their Lanner-like ancestor (*Falco antiquus?*) than the Eastern Sakers show from theirs. The same is true of the Laggar which in many of its morphological peculiarities can be called “Super-Saker”: in comparison, it has even longer wings and tail, softer plumage, and the progress of reduction of the markings on the upperparts has gone very far (its rudiments can be discovered only on the rectrices).

Such a parallel evolution of three closely related species having very close ecofunctional positions seems quite likely, especially if it took place in different periods and regions (supposedly, it was the Indian subcontinent for the Laggar, Southern Europe and, possibly, North Africa for the Western Saker, and, finally, Central Asia for the Eastern Saker). Interestingly, on the North American continent the evolution of the Prairie Falcon, being phylogenetically very distant, but in its EFP identical to Sakers, has led to the same result: the species shows much more similarities in its appearance with the Saker than its closest relatives, the Gyrfalcon and the Lanner Falcon.

Being a result of developing the forest zone at the end of the last ice age the isolation of northern populations of the proto-falcon, the Gyrfalcon’s and the Eastern Saker’s common ancestor, had to be a determinant in formation of the Gyrfalcon as an independent species. Being a bird of open spaces, the Northern proto-falcon was restricted by the woods expanding from the south, and gradually lost its territory as well

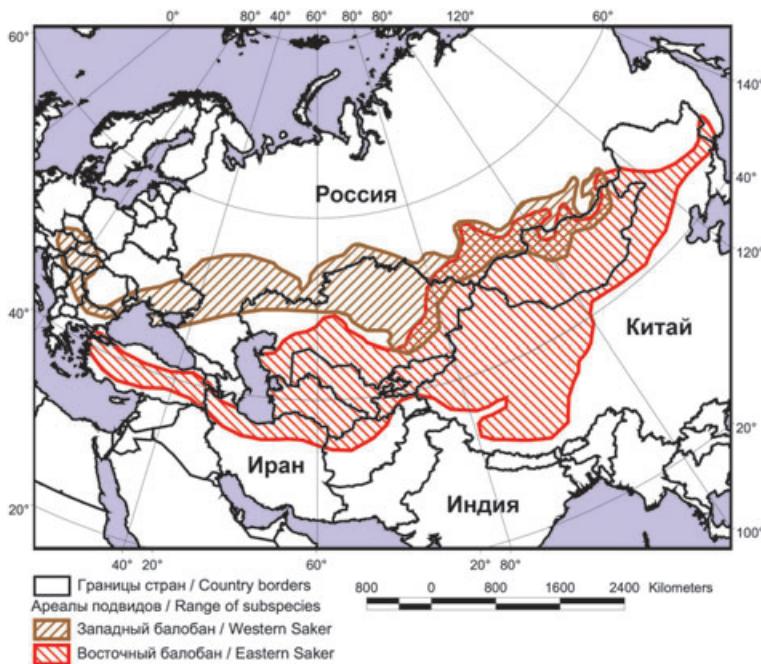


Рис. 2. Гнездовые ареалы западного и восточного балобанов в Евразии по: Калякин, 2011.

Fig. 2. Breeding range of the Western and Eastern Sakers in Eurasia (Karyakin, 2011).

as the complex of animal species, being the common preys, especially in the winter period. It had only two alternatives left.

1. Changing towards a migratory way of life, and wintering behind the southern border of the forest zone in the areas where prey species such as Pikas (*Ochotona* sp.), Gerbils (*Rhombomys opimus*, *Meriones* sp.) and other rodents could be found which don't hibernate and are accessible throughout the year. Such was the way of another open-space-hunter that found itself confronted with an analogous situation – the Northern Rough-Legged Buzzard (*Buteo lagopus*).

2. Remaining the sedentary species and finding the means to use with maximum effectiveness the food resources that are available all year long within the breeding range. The list of such diurnal preys was quite limited. Not counting the seabirds near the coast and the islands, being mainly *Alcidae*, there were only ptarmigans (various species of *Lagopus*). The northern proto-falcon seemed to have to evolve from a “generalist”–hunter to a stenophagus during a comparatively short period. And only a falcon with biomechanical characteristics that guaranteed a successful hunt on ptarmigans, but also the ability of realization of a minimum number of chases, had a chance to survive. Under conditions of the polar night when there are only few hours of daylight, every missed attempt could be the last.

The modern Gyrfalcon represents the ideal type of air-hunter on ptarmigans. As all grouses, the Willow Ptarmigans (*Lagopus lagopus*) and the Rock Ptarmigans (*L. muta*) rise into the air reluctantly, but are able to increase their speed greatly and to fly swiftly on short distances. The Gyrfalcon is the only hunter that is able to catch them on a regular basis, for it is capable of a comparable acceleration and a higher final speed. In contrast to all other species in the complex of large falcons and, supposedly, to the proto-falcon, the Gyrfalcon is a real sprinter. The capability of high acceleration is procured by a strong chest musculature together with the comparatively biggest breastbone among the related species and the highest wing load (the relation of the wing surface to the mass of the body). Having approximately the same wing surface as the Saker Falcon, the Gyrfalcon is 1.5 times

и давать плодовитое потомство. Белые медведи, подобно кречетам, стали стенофагами (основа существования первого базируется на охоте на ластоногих, второй специализировался в добывании белой и тундряной куропаток *Lagopus lagopus*, *L. mutus*). Напротив, бурые медведи и балобаны пошли по пути деспециализации, освоив гораздо более разнообразные ландшафты и пищевые ресурсы. Кроме того, И.В. Калякин не ответил на вопрос, как балобаны, поглотив южного кречета и переняв его гаплотипы группы А, ухитрились полностью (!) избавиться от своих групп В? Поскольку гаплотипы митохондриальной ДНК наследуются только по материнской линии, такое теоретически было бы возможно, если бы во всех смешанных парах в процессе гибридизации самцы были бы балобанами, а самки – кречетами. Подобное трудно представить. Более того, исходя из типичного для всех видов комплекса крупных соколов распределения ролей между партнёрами, согласно которому самцы являются держателями гнездовых участков, можно было бы предположить, что гораздо более крупные, сильные и быстрые самцы кречетов без труда смогут оккупировать и успешно защищать от притязаний самцов балобанов лучшие, дающие наибольшие шансы на успешное размножение участки и, следовательно, можно было бы ожидать обратной картины: в образовавшейся гибридной популяции, давшей в дальнейшем восточных балобанов, должны были бы преобладать гаплотипы группы В. И если с такой картиной могли смириться

Ф. Ниттингер с соавторами, полагающие, что восточные балобаны имеют гаплотипы обеих групп примерно в равном соотношении, то она идёт вразрез с представлениями И.В. Калякина, который в своей статье убедительно показывает, что восточные балобаны являются носителями только гаплотипов группы А и весьма аргументировано разбирает причины ошибок Ф. Ниттингера.

Так есть ли решение проблемы происхождения восточных балобанов, которое примирило бы как картину распределения гаплотипов, так и сведения о морфологии, образе жизни и современной географической локализации разных форм комплекса крупных соколов? На этот вопрос можно ответить утвердительно только если допустить, что западные и восточные балобаны разного происхождения, а их несомненное сходство – конвергентной природы. То есть, западные и восточные балобаны являются по сути видами-двойниками, и если научное название первых *Falco cherrug* Gray не вызывает сомнений, то, быть может, восточных следовало бы называть алтайскими соколами *Falco altaicus* Menzbier, поскольку именно эта форма восточных балобанов была впервые описана как са-

heavier! This way, the Gyrfalcon EFP strongly differs from those of the other species in the *Hierofalco* complex and, obviously, gives it advantages only in the specific conditions of wide space of the far North and only if certain hunting techniques are applied.

Already this fact makes it very improbable that these falcons would occupy the same breeding habitats as the Western Saker on such a large scale that would allow supposing a natural mass-hybridisation of these two species, as assumed by F. Nittinger, I. Karyakin and P. Pfander in their models. If such cases really had occurred, we should take another quite improbable supposition into consideration: the idea that the hybrids, having transitional traits and qualities between those of the Gyrfalcons and those of the Saker Falcons, turned out to be more competitive than both initial forms. However, if this is true, how come that today there is no such hunter in nature that would combine the qualities of both the Gyrfalcon and the Saker Falcon?

In his publication on hidden hybrids P. Pfander (2011) mentions another two forms of hybrid origin, one or both ancestors of which were falcons of the *Hierofalco* complex. In his opinion, *F. ch. coatsi* is, in fact, a subspecies of the Lanner with a small addition of Saker blood. Let us take a look at the argumentation.

1. Peculiarities of distribution of the *F. ch. coatsi*. The falcons of this subspecies live in the South of the Sakers' breeding range, intergrading with *F. ch. korelovi* in the North and with *F. ch. milvipes* in the East, and without any contact with the nearest Lanner territories. That means, if we consider the position of the range of *F. ch. coatsi*, we should definitely count it as a part of the species range of the Saker Falcon, and it is absolutely normal that every species dividing into several subspecies has some among them which are located farther to the North, East, South or West in comparison to the others.

2. The size of *F. ch. coatsi*. There is nothing new about the fact that subspecies can differ in their sizes – usually the southern subspecies are smaller than the northern one. By the way, contrary to the author's assertion that *F. ch. coatsi* is the smallest, G. Dementiev, who described this subspecies,



Рис. 3. Современное представление об ареалах крупных соколов комплекса *Hierofalco*.

Fig. 3. The modern idea of the breeding range of large falcons of the *Hierofalco* complex.

Кречет
(*Falco rusticolus*).
Фото Е. Потапова.

Gyrfalcon
(*Falco rusticolus*).
Photo by E. Potapov.



мостоятельный вид. Логично предположить, что формирование таких двух генетически и экологически близких видов, как западные и восточные балобаны, возможно лишь в условиях изоляции. Я полагаю, что изначально решающую роль играла, так сказать, темпоральная изоляция, то есть, эти два вида зародились в разное время. Причём, западные балобаны – гораздо более старая форма, чем восточные. В пользу этого предположения говорят, по меньшей мере, два факта. Во-первых, число известных дериватов центрального гаплотипа западных балобанов (43) почти в четыре раза превышает таковое центрального гаплотипа восточных (12). Во-вторых, инвазия в Евразию древних ланнеров, предположительных предков западных балобанов, имеющих гаплотипы группы В, была возможна лишь в сравнительно отдалённом прошлом. Об этом свидетельствует современная картина распределения гаплотипов у ланнеров: гаплотипы группы В можно обнаружить только у подвидов, обитающих к югу от Сахары, причём родственно самый близкий центральному, исходному гаплотипу западных балобанов, отстоящий от него лишь на два мутационных шага, выявлен у ланнеров из Южной Африки. То есть, предки западных балобанов должны были проникнуть в Евразию до того, как сформировались подвиды ланнеров в их актуальном состоянии. Напротив, расселение ланнеров с гаплотипами группы А, которые обитают на севере Африки, на Ближнем Востоке, в Южной Европе и Малой Азии можно было бы себе представить и в наши дни. В пользу того, что волна расселения, давшая восточных балобанов и кречетов, имела место позже, говорит и тот факт, что центральный гаплотип этих соколов (№69) имеется и у ланнеров подвида *feldeggii*. Поскольку внешние различия между разными под-

held the opinion that its size was equal to those of *F. ch. cherrug* and *F. ch. sakeroides* (Dementiev, 1951), whereas the publication on the Chink Saker (Pfeffer, Karyakin, 2010) showed by concrete data on sizes that it is namely the Chink subspecies which is the smallest. It is important to stress the fact that sizes of the smallest *F. ch. coatsi* do not overlap with those of the largest Lanners.

3. Morphological peculiarities of *F. ch. coatsi*. In comparison to the Saker, the Lanner has short and rather narrow wings, a shorter tail and the outer toe is about 3mm longer than the inner (Sakers have equally long toes) (Dementiev, 1951; Glutz von Blotzheim et al., 1971). *F. ch. coatsi* doesn't differ in any of the mentioned points from the other Saker Falcons, and it's exactly these traits that make the difference between *F. ch. coatsi* and the Lanner. As for the colouring, its comparative brightness is quite natural for various southern forms, and it is no coincidence that another southern subspecies of the Saker Falcon living in Tibet shows this tendency with the same intensity. At the same time all subspecies of Lanners inhabiting North of the Sahara have, in spite of their undisputed similarity to *F. ch. coatsi*, in some details of colouring one characteristic trait that clearly distinguishes them from it – the dark horizontal markings on undertail coverts.

Thus, there are no arguments of P. Pfander, convincing that *F. ch. coatsi* is, in fact, the Lanner Falcon or the hybrid of Lanner and Saker.

F. p. pealei is considered by the author to be another hidden hybrid, having formed as a result of the crossing of Peregrine Falcon and Gyrfalcon. The arguments are as follows:

1. *F. p. pealei* is the largest form of the Peregrine Falcon. Actually, any species with a pronounced geographical variation in size has one largest form. Usually, in the Northern hemisphere such forms can be found in the Northern parts of the species distribution, in the mountains and at the coasts of the oceans. The range of *F. p. pealei* corresponds with two of these three conditions. Though, I suppose that sizes of *F. p. pealei* were decisively influenced by the dependence of the predator's size of its potential prey. Different researchers rated the optimum relation for falcons 3:1 – 7:1; my own observation of Sakers, Peregrine Falcons and Barbary Falcons (*F. pelegrinoides*) resulted in a mean value of 6:1 (Pfeffer, 2010). It is known that *F. p. pealei* heavily relies on *Alces*. Its diet consists of Tufted Puffins (*Lunda cirrhata*), Guillemot (*Uria* sp.),

видами ланнеров гораздо субтильнее та-ковых у балобанов или кречетов, вполне правомочно предположить, что их основные черты сформировались и «устоялись» очень давно и имелись уже у древних ланнеров. Отталкиваясь от этого предположения, можно попытаться реконструировать облик предков балобанов и кречетов. Самый северный подвид ланнеров, *feldeggii*, отличается от других подвидов крупными размерами, во взрослом наряде – более сильным развитием тёмного рисунка на брюшной стороне, который на боках и подхвостье имеет характер поперечных полос и более тёмным теменем, окрашенным в коричневый цвет с черноватыми продольными пестринами. Продолжая эту тенденцию, по мере продвижения на север (увеличение размеров и степени выраженности рисунка низа, а также дальнейшее потемнение окраски темени), получаем соколов, удивительно похожих на тибетского балобана (*Falco ch. hendersoni*) или светлую форму алтайского сокола, так называемого сокола Лоренца (*F. [ch.] lorenzi*). Есть и другая возможность для реконструкции, если попытаться выбрать только те признаки в характере рисунка оперения, которые имеются как у ланнера подвида *feldeggii*, так и у кречетов и балобанов. И в этом случае получится, что из всех современных форм балобанов и кречетов наибольшее совпадение признаков окажется у тибетского балобана и сокола Лоренца. Подобные спекуляции побудили меня в своё время предположить, что балобаны с Тибета и алтайские соколы – наиболее архаичные формы, близкие своими размерами и обликом общему предку восточных балобанов и кречетов (Пфеффер, 2009), которого, вслед за Е. Потаповым, Р. Сейлом (Potapov, Sale, 2005) и И.В. Ка-рякиным (2011), можно было бы назвать «пракречет» (proto-falcon). Это не означает, что я ставлю знак равенства между этими формами балобанов и пракречетом. Просто «изобретя» способ компенсировать потепление климата и сопутствующего ему преобразования биоценозов перемещениями по вертикали, они на высокогорных плато Тибета и Алтае-Саян нашли рефugiумы, экологически лишь несущественно отличающиеся от холодных степей конца последнего ледникового периода (тундро-степей), что позволило им в существенной мере законсервировать многие черты предковой формы. Предполагаю, что пракречет был несколько крупнее, в окраске верха ещё сильнее доминировали

Murrelet (*Synthliboramphus* sp.), Cassin's Auklets (*Marbled murrelet*) and others (Dementiev, 1951). The weight of these birds ranges from 135g to 860g. Not having any exact data on the relative occurrence of this group in the diet, I simply determined the mean value of their weight – about 450g. It seems to me that these figures explain more convincingly why *F. p. pealei* is so large, than the supposed hybridisation with the Gyrfalcon.

2. *F. p. pealei* is the only subspecies whose young have blue legs. This claim is simply not correct. Very often, young *F. p. calidus* (fig. 4A) have blue legs and *F. p. pealei* sometimes have yellow ones (fig. 4B).

3. A hybrid of s Peregrine Falcon and j Gyrfalcon cannot be distinguished from *F. p. pealei*. Such hybrids are achieved in captivity by artificial insemination. Considering the fact that hybrids of *F. p. pealei* and Gyrfalcons are infertile or strongly restricted in their fertility, it doesn't seem probable that the offspring of such liaisons could have driven out the initial fertile forms.

The result of the analysis of the probability of hybrid origin is not convincing in this case, as well. Especially, if you considered that the extensive genetic studies on the Peregrine Falcons done by M. Wink and his co-authors (Wink et al., 2007) in which he compared 11 different subspecies, *F. p. pealei* being amongst them, and proved that the latter, in contrast to *F. p. brookei* for instance don't differ from the other forms in any respect. Well, is there any convincing proof for the claim that hybridisation could have played a role in the formation of one or another form in the *Hierofalco* complex? The attempt to weigh, if possible, all of the "pros" and "contras" of this hypothesis in the current investigation didn't result in finding any arguments in favour of the "pro"-side. This doesn't mean that different species of large falcons cannot form mixed pairs in nature, which breed successfully. At least for two species of this complex – the Western and the Eastern Saker Falcons – there have been direct observations which showed that in some contact zones of their populations such things did happen, as is true of hundreds of other pairs, sometimes consisting of very different species of birds (reports on such cases are quite common in ornithological literature). Actually, it is much more surprising that in spite of rather young age of these species, the potential capability to produce fertile offspring in hybridisation and the partial sympatry the reproductive isolation works so well for the large falcons.

серовато-сизые тона, что у него были относительно более короткие крылья, а рулевые имели более заостренные вершины и, наконец, он имел, наряду с типичной, и меланистическую морфу, преобладавшую в районах современных находок алтайских соколов. Если тибетские балобаны и алтайские соколы обладают наиболее старыми, консервативными признаками, логично предположить, что чем сильнее отличия у других рас восточных балобанов, тем более дальний путь они прошли от исходной формы. Рассуждая подобным образом, приходится признать, что название «*progressus*» чинковые балобаны (*Falco ch. korelovi*) заслужили в гораздо большей степени, чем монгольские (*Falco ch. progressus*). А если мысленно продолжить тенденции в изменении облика восточных балобанов (редукция поперечного рисунка, исчезновение сизых тонов в окраске верха, уменьшение размеров и выраженности возрастного диморфизма), неизбежно возникает образ западного балобана или, например, лаггара. Для меня это ещё один аргумент в пользу того, что западные балобаны существенно древнее восточных. Они имели больше времени для адаптивных трансформаций и сильнее отличаются от своего ланнероподобного предка (античного сокола *Falco antiquus*?), чем восточные балобаны от своего. То же самое справедливо и для лаггара, который во многих своих морфологических особенностях является «сверхбалобаном»: у него ещё относительно более длинные крылья и хвост, ещё более мягкое оперение, ещё дальше зашла редукция рисунка верха (егоrudименты можно обнаружить лишь на рулевых). О почтительном

возрасте лаггаров свидетельствует и разнообразие их гаплотипов: у всех пяти исследованных экземпляров они были разными. Такая параллельная эволюция трёх близкородственных видов, занимающих очень близкие эко-функциональные позиции, особенно если она происходила в разных временных рамках и регионах (предположительно, раньше у лаггаров на Индийском субконтиненте и западных балобанов – на юге Европы и, возможно, севере Африки и существенно позже у восточных балобанов – в Центральной Азии), представляется вполне возможной. Любопытно, что на Северо-американском континенте к сходному результату привела эволюция филогенетически далёкого, но имеющего идентичную ЭФП, мексиканского сокола, на которого балобаны внешне гораздо больше похожи, чем на своих ближайших родичей – кречетов или ланнеров.

В видеообразовании кречета решающую роль должна была сыграть изоляция северных популяций его общего с восточными балобанами предка (пракречета) в результате формирования лесной зоны в конце последнего ледникового периода. Охотник открытых ландшафтов, северный пракречет, теснимый наступающими с юга лесами, терял не только территорию, но и комплекс животных, служащих ему кормовой базой, особенно в зимний период. Ему оставались две альтернативы: 1. Перейти к перелётному образу жизни, откочёвывая зимой за южную кромку лесного пояса в места, где обитали не залегающие в спячку и доступные круглый год пищухи (*Ochotona sp.*), песчанки (*Rhombomys opimus*, *Meriones sp.*) и другие грызуны. Таким путём пошёл другой охотник открытых пространств, оказавшийся в аналогичной ситуации — канюк-зимняк (*Buteo lagopus*). 2. Приспособиться с максимальной эффективностью использовать кормовые ресурсы, доступные в течение всего года в пределах гнездового ареала осёдло живущего хищника. Выбор таких потенциальных объектов охоты, ведущих дневной образ жизни, был весьма ограниченный. Не считая морских птиц у побережий материка и островов, преимущественно чистиковых (*Alcidae*), оставались лишь куропатки рода *Lagopus*. Возможно, одной из причин, определивших выбор предка кречетов, было то обстоятельство, что ещё один осёдлый хищник открытых пространств, к тому времени прекрасно освоивший охоту на чистиковых, мог составить ему сильную

Восточный балобан – вверху (фото И. Каракина) и лаггар (*Falco jugger*) – внизу (фото из архива Heise Verlag GmbH & KG).

Eastern Saker Falcon – upper (photo by I. Karyakin) and *Laggar Falcon* (*Falco jugger*) – bottom (photo from Heise Verlag GmbH & KG).



конкуренцию. Речь идёт об алеутском сапсане. Кроме того, мест, позволяющих вести подобный образ жизни, не много. Не случайно ареал алеутского сапсана ограничивается, по сути, несколькими группами островов в Тихом океане. Можно предположить, что северному пракречету пришлось в сравнительно короткие сроки проделать бурную эволюцию от хищника «широкого профиля» до стенофага. Выжить мог только сокол с такими биомеханическими характеристиками, которые гарантировали не просто успешную охоту на куропаток, но и способность к реализации минимального количества шансов. В условиях полярной ночи, когда светлое время суток ограничивается несколькими часами, каждая неиспользованная попытка могла оказаться роковой. Современный кречет олицетворяет собой идеальный тип воздушного охотника на куропаток. Как и другие куриные, белые и тундряные куропатки (*Lagopus lagopus*, *L. mutus*) неохотно поднимаются на крыло, но способны к сильному ускорению и стремительному полёту на короткие дистанции. Стабильно ловить их может только сокол, способный к сопоставимому ускорению и более высокой конечной скорости. В отличие от всех других видов комплекса крупных соколов и, надо полагать, пракречета, кречет – настоящий спринтер. Способность к сильному ускорению обеспечивается мощной грудной мускулатурой, крепящейся на относительно самой большой в ряду родственных видов грудине и самой высокой в этом же ряду крыловой нагрузкой (соотношение площади крыльев к массе тела). Имея примерно такую же площадь крыльев, как и балобан, кречет превосходит того весом в полтора раза! Из всех *Hierofalco* кречеты обладают и самым совершенным сумеречным зрением. Все эти особенности хорошо известны сокольникам, нередко охотящимися с кречетами на фазанов, как с тетеревятниками – «с руки». Ни один другой вид соколов для подобного способа охоты не пригоден. Сокольниками замечена и другая способность кречетов: они уверенно гоняются за вабилом в густых сумерках, когда пасуют другие виды ловчих соколов. Таким образом, ЭФП кречетов резко отличается от таковой других видов комплекса *Hierofalco* и совершенно очевидно даёт ему преимущества лишь в специфических условиях высоких широт и только при определённых способах охоты. Уже это одно делает крайне маловероятным их совместное обитание в одних и



Лаггар (вверху) и балобан (внизу).
Фото Ф. Бойззела и И. Калякина.

Laggar Falcon (upper) and Saker Falcon (bottom).
Photos by P. Boissel and I. Karyakina.

тех же гнездовых биотопах с западными балобанами в таких масштабах, которые позволили бы предположить массовую естественную гибридизацию этих двух видов, как это предусматривают в своих моделях Ф. Ниттингер, И.В. Калякин и П.В. Пфандер. Если же такие случаи имели место (до сих пор достоверно неизвестно ни одного), следовало бы исходить из ещё одного маловероятного предположения, что гибриды, имеющие промежуточные между кречетами и балобанами признаки и свойства, оказались более конкурентноспособными, чем обе исходные формы. Но если это так, то почему сегодня в природе не существует подобного пернатого охотника, объединяющего в себе качества кречета и балобана?

В своей статье о скрытых гибридах П.В. Пфандер (2011) упоминает ещё о двух формах гибридогенного происхождения, одним или обоими предками которых были соколы комплекса *Hierofalco*. Так, на его взгляд, туркестанский балобан (*F. ch. coatsi*) на самом деле подвид ланнера с небольшой примесью крови балобана. Рассмотрим аргументацию:

1. Особенности распространения туркестанского балобана. Соколы этого подвида обитают на юге видового ареала балоба-

нов, интерградируя на севере с чинковым (*F. ch. korelovi*), а на востоке – с центральноазиатским (*F. ch. milvipes*) подвидами балобанов и нигде не соприкасаются с ближайшими соседними ареалами ланнеров. То есть, исходя из размещения ареала туркестанского балобана, его однозначно следует признать частью видового ареала восточных балобанов, ну а то, что каждый вид, образующий несколько подвидов, имеет среди них такие, что по отношению к другим расположены севернее, восточнее, южнее или западнее – нормальное явление.

2. Размеры туркестанского балобана. В том, что подвиды могут различаться размерами, причём южные обычно мельче северных – ничего нового. Кстати, вопреки утверждению автора о том, что туркестанские балобаны являются самыми мелкими, Г.П. Дементьев (1951), описавший этот подвид, считал, что он по размерам такой же, как обыкновенный (*F. ch. cherrug*) и сибирский (*F. ch. saceroides*) балобаны, а в статье о чинковом балобане (Пфеффер, Калякин, 2010) конкретными данными промеров показано, что самым мелким является именно чинковый, а не туркестанский подвид. Важно подчеркнуть, что размеры даже самых мелких туркестанских балобанов не перекрываются с таковыми самых крупных ланнеров.

3. Морфологические особенности туркестанского балобана. В сравнении с балобанами, ланнеры имеют относительно более короткие и узкие крылья, более короткий хвост, внешний палец на ширину одного щитка превосходит длину внутреннего (у балобанов они равны) (Дементьев, 1951; Glutz von Blotzheim et al., 1971). Ни по одному из перечисленных признаков туркестанский балобан не отличается от других балобанов, и именно они чётко отличают его от ланнеров. Что касается окраски, то её сравнительная яркость у самых разных южных форм вполне естественна, и не случайно у другого южного подвида балобанов, обитающего в Тибете – *F. ch. hendersoni*, эта тенденция проявляется в не меньшей мере. В то же время, у всех подвидов ланнеров, распространённых севернее Сахары, при несомненном сходстве некоторых деталей расцветки с туркестанским балобаном, присутствует резко отличающий их от него один очень характерный признак – поперечный тёмный рисунок на подхвостье.

Таким образом, ни один из приведённых П.В. Пфандером аргументов в пользу того,

что туркестанский балобан является на самом деле ланнером или гибридом ланнера с балобаном, не убеждает.

Другим скрытым гибридом, возникшим в результате смешения сапсанов с кречетами, автор считает алеутского сапсана. Аргументы следующие:

1. Алеутский сапсан – самый крупный подвид сапсанов. Собственно, любой вид с выраженной географической изменчивостью в размерах имеет какую-нибудь самую крупную форму. Обычно в северном полушарии такие формы встречаются в северных частях распространения вида, в горах и у океанических побережий. Двум из этих трёх условий соответствует ареал алеутского сапсана. Хотя, полагаю, решающим образом на размерах этого сапсана сказалась зависимость величины хищников от размеров жертвы. Разными исследователями оптимальное соотношение для соколов оценивалось как 3:1 – 7:1, мои наблюдения за балобанами, сапсанами и шахинами дали средний показатель 6:1 (Pfeffer, 2010). Известно, что алеутские сапсаны в высокой степени специализировались в охоте на чистиковых. В качестве объектов охоты этого сапсана указываются топорики (*Lunda cirrhata*), кайры (*Uria sp.*), старики (*Synthliboramphus sp.*), пыжики (*Brachyramphus sp.*) и другие (Дементьев, 1951). Я просмотрел данные о весе всех видов, конкретно указанных в качестве добычи алеутского сапсана, как в азиатской, так и американской частях ареала этого подвида. Он колебался в пределах 135–860 г. Не имея более точных данных о соотношении частоты встречаемости этих видов в добыче, я просто подсчитал их средний вес – около 450 г. Мне кажется, эти цифры убедительнее, чем предполагаемая гибридизация с кречетом, объясняют, почему алеутские сапсаны так крупны.

2. Алеутский сапсан – единственный подвид, молодые особи которого, подобно молодым кречетам, имеют синие лапы. Это утверждение просто неверно. Очень часто синими бывают лапы и у молодых тундровых сапсанов (рис. 4А), а у алеутских сапсанов они иногда жёлтые (рис. 4В).

3. Гибрид 3/4 сапсан – 1/4 кречет неотличим расцветкой и пропорциями от алеутского сапсана. Это довод звучит примерно как утверждение, что внешний вид гибрида (мула) нубийского лि�кого осла и лошади Пржевальского, предположительно неотличимого от некоторых онагров, доказывает гибридное происхождение последних. Особенно смелая гипотеза – если

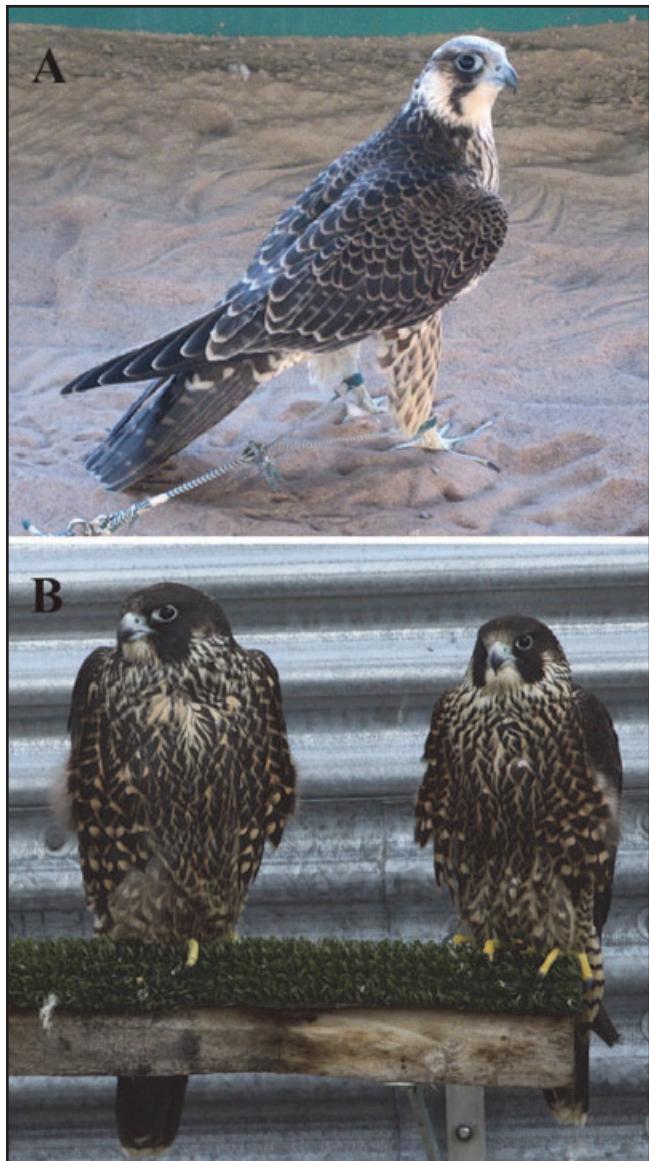


Рис. 4. А – молодой тундровый сапсан (*Falco peregrinus calidus*), В – молодые алеутские сапсаны (*Falco peregrinus pealei*).
Фото Р. Пфеффера.

Fig. 4. A – juvenile of the Siberian Peregrine Falcon (*Falco peregrinus calidus*), B – Juveniles of the Peale's Peregrine Falcon (*Falco peregrinus pealei*). Photos from R. Pfeffer.

учесть, что, как в первом, так и во втором случае бесплодным или с резко ограниченной плодовитостью потомкам подобных альянсов нужно было бы вытеснить исходные плодовитые формы.

Итог анализа вероятности гибридогенного происхождения и в этом случае не убеждает. Особенно если учесть, что широкие генетические исследования сапсанов, предпринятые М. Винком с соавторами (Wink et al., 2007), в которых они сравнивали 11 различных подвидов, в том числе и алеутских сапсанов, показал, что последние, в отличие, например, от средиземноморских (*F. peregrinus brookei*), ни-

чем в ряду других форм не выделяются.

Итак, есть ли убедительные свидетельства тому, что гибридизация могла играть роль в образовании той или иной формы комплекса *Hierofalco*? Предпринятая в настоящей работе попытка взвесить, по возможности, все «за» и «против» этой гипотезы, не позволила выявить аргументов в пользу «за». Что вовсе не означает, что разные виды крупных соколов не могут в природе образовывать смешанные пары, которые успешно размножаются. По крайней мере, для одной пары видов этого комплекса – западных и восточных балобанов – есть прямые наблюдения, показывающие, что в некоторых зонах контакта их популяций такое происходит, как, впрочем, и у сотен других пар зачастую очень разных видов птиц (сообщениями о таких случаях пестрят страницы орнитологической литературы). Собственно, гораздо удивительнее, что у крупных соколов, несмотря на сравнительную молодость этих видов и потенциальную способность давать при гибридизации плодовитое потомство и частичной симпатрии, так хорошо функционирует репродуктивная изоляция. Механизмы, которые её обеспечивают – предмет захватывающих этологических и биологических исследований. Рискну высказать гипотезу об одном из них. Сравнивая особенности расцветки и рисунка головы разных форм балобанов, которые, как известно, отличаются исключительной вариабельностью, мне не удавалось найти доказательств их адаптивного характера. При сопоставлении особенностей окраски и рисунка оперения у всех настоящих соколов (*Falco*) сразу бросается в глаза, что они имеют гораздо большее сходство между собой у молодых особей разных видов в первом наряде, чем у взрослых птиц в окончательном наряде. Почти все виды характеризуются в первом наряде преобладанием бурых тонов и сильным развитием продольного рисунка низа, что наталкивает на мысль о лесном происхождении предков настоящих соколов и изначально покровительственном характере их окраски. В свете этого предположения столь характерный для большинства видов знаменитый «соколиный ус» может рассматриваться как способ маскировки тёмного глаза лесного жителя, эффективный на коротких дистанциях в условиях ограниченной видимости лесных стаций. С переходом к жизни в открытых биотопах этот элемент окраски у большинства видов утратил первоначальную функцию: возможность обнаруживать

потенциальную опасность на большом расстоянии, с одной стороны и намечать издалека жертву – с другой, привели к потере значения маскирующих качеств «уса» как в отношении врагов, так и объектов охоты. Не удивительно поэтому, что у балобанов можно обнаружить такое разнообразие в проявлении этого «бесполезного» признака: от полного отсутствия на светлом фоне шеки до абсолютной незаметности у птиц с тёмными шеками (алтайцы). Я предполагаю, что отсутствие или наличие «уса», разная степень его выраженности, всевозможные вариации в форме, величине и цвете приобрели новое, сигнальное значение, служащее консолидации как у локальных популяций, так и на подвидовом и видовом уровне. Широко известно значение запечатления на родителей у птиц в выборе будущего полового партнёра. Форма и характер выраженности «уса», наряду с другими элементами расцветки головы, в ряду других признаков (размеры, форма, пропорции, голос и пр.) определённо играют не абсолютную роль в подобном запечатлении, а могут лишь влиять на степень привлекательности потенциального партнёра. Вероятно, в не меньшей степени этой цели служит и окраска темени балобанов, варьирующая от грязно-белой до чёрной через различные оттенки винного, охристого, рыжего, коричневого и бурого цветов. Можно даже предположить, что токовая поза крупных соколов, при которой они низко опускают голову, является следствием демонстрации темени. Таким образом, центробежным тенденциям популяций, выражющимся в разлёте молодняка и сравнительно малом территориальном консерватизме самок практически у всех видов соколов, противодействуют центростремительные, определяемые привлекательностью партнёров из местной популяции. Для этой цели как нельзя лучше подходят самые разнообразные комбинации признаков на наиболее экспонированной части тела – голове, мало или вообще не влияющие на степень адаптации соколов к местным условиям. Описанный предполагаемый механизм – один из многих возможных, препятствующих широкой гибридизации и обеспечивающих стабильность даже у генетически и экологически близких форм.

Литература

Дементьев Г.П. Отряд хищные птицы. – Птицы СССР. Т. 1. М., 1951. С. 70–341.
Карякин И.В. Популяционно-подвидовая

структура ареала балобанов. – Пернатые хищники и их охрана, 2011. №21. С. 116–171.

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

Пфандер П.В. Полувиды и нераспознанные, скрытые гибриды (на примере хищных птиц). – Пернатые хищники и их охрана, 2011. №23. С. 74–105.

Пфеффер Р. К вопросу о географической изменчивости балобанов. – Пернатые хищники и их охрана, 2009. №16. С. 68–95.

Пфеффер Р., Карякин И.В. Чинковый балобан – самостоятельный подвид, населяющий северо-запад Средней Азии. – Пернатые хищники и их охрана, 2010. №19. С. 164–185.

Baumgart W. Funktionelle Aspekte des Artbegriffes bei Greifvögeln. – Falke, 1978. S. 185–202.

Baumgart W. Funktionelle Positionen und Taxonomie der Eigentlichen Falken (Gattung *Falco*). – Mitt. Zool. Mus. Berl., 1997. 73, Suppl.: Ann. Orn. 21. S. 103–129.

Baumgart W. Was macht den Präriefalken *Falco mexicanus* zum Hierofalken? – Greifvögel und Falknerei 2007, 2008. S. 154–192.

Baumgart W. Grundzüge einer Funktional-Evolution der Greifvögel (Accipitridae und Falconiformes). – Greifvögel und Falknerei 2009/2010, 2010. S. 150–199.

Glutz v. Blotzheim, U.N., K. Bauer & E. Bezzel. Falconiformes. – Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 4, Frankfurt am Main, 1971.

Kleinschmidt O. Der Formenkreis *Falco hierofalco* und die stellung der ungarischhen wurgfalcen in demselben. – Aquila. 1901. Nr. 8. P. 1–49.

Nuttinger F. DNA-Analysen zur Populationssstruktur des Sakerfalken (*Falco cherrug*) und zu seiner systematischen Stellung des Hierofalkenkomplexes. Diss., Universität Wien, 2004.

Nuttinger F., Haring E., Pinsker W., Wink M., 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.

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

Pfeffer R. Einige Aspekte der Biologie, des Verhaltens, der funktionalen Morphologie und der geografischen Variabilität von Sakerfalken aus Sicht eines Feldornithologen. – Greifvögel und Falknerei 2009/2010, Neumann-Neudamm, 2010. S. 74–101.

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

Wink M., H. Sauer-Gürth, A. El-Sayed, Gonzales J. Ein Blick durch die Lupe der Genetik: Greifvögel aus der DNA-Perspektive. – Greifvögel und Falknerei 2005/2006. S. 27–48.