Articles on the Results of the Steppe Eagle Study and Conservation Programme of the Russian Raptor Research and Conservation Network

СТАТЬИ ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ПРОГРАММЫ ИЗУЧЕНИЯ И ОХРАНЫ СТЕПНОГО ОРЛА РОССИЙСКОЙ СЕТИ ИЗУЧЕНИЯ И ОХРАНЫ ПЕРНАТЫХ ХИЩНИКОВ

Population Structure of the Steppe Eagle Range and Preliminary Data on the Population Genetic Diversity and Status of Subspecies

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА АРЕАЛА СТЕПНОГО ОРЛА И ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ ПО ГЕНЕТИЧЕСКОМУ РАЗНООБРАЗИЮ ЕГО ПОПУЛЯЦИЙ И СТАТУСУ ПОДВИДОВ

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

Zinevich L.S., Schepetov D.M., Sorokina S.Yu. (Koltzov Institute of Developmental Biology of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia)

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

Зиневич Л.С., Щепетов Д.М., Сорокина С.Ю. (ФГБУН Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва, Россия)

Контакт:

Игорь Карякин
Центр полевых исследований
603109, Россия
Нижний Новгород,
ул. Нижегородская,
3–29
тел.: +7 831 433 38 47
ikar_research@mail.ru

Людмила Зиневич
ФГБУН Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН
119334, Россия, Москва
ул. Вавилова, 26
тел.: +7 499 135 33 22,
факс: +7 499 135 80 12
lzinevich@gmail.com

Дмитрий Щепетов
ФГБУН Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН
denlior@gmail.com

Светлана Сорокина
ФГБУН Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН
svetlana_ibr@mail.ru

Резюме

В свете того, что степной орёл (*Aquila nipalensis*) официально признан уязвимым видом, актуально изучение его популяционной структуры для планирования природоохранных мероприятий. В рамках данной работы сделан ГИС-анализ распределения реальных и потенциальных гнездовых участков степного орла, на основании которого выделено 19 популяционных группировок этого вида площадью которых варьирует от 592 км² (Туранская) до 419866 км² (Западноказахстанская). Численность гнездящихся степных орлов в этих группировках варьирует от 10 до 12000 гнездящихся пар. Максимальный ресурс вида сосредоточен в Западноказахстанской популяции, а весь западный анклав популяционных группировок некогда цельной популяции – это более 40 % от всей численности мировой популяции вида. Самые древние гаплотипы, выделенные на основе анализа полиморфного региона D-петли митохондриальной ДНК, выявлены в калмыцкой и западноказахстанской популяциях, в этих же популяциях выявлено максимальное разнообразие гаплотипов. Генетическое разнообразие степного орла падает по мере продвижения на восток – минимальное количество гаплотипов, причём более молодых, характерно для популяции степного орла в Даурии. Анализ распределения птиц с разными морфологическими признаками и гаплотипов митохондриальной ДНК в популяциях степного орла на пространстве его гнездового ареала, свидетельствуют о том, что вид монотипичен, и нет оснований делить его на два подвида.

Ключевые слова: пернатые хищники, хищные птицы, степной орёл, *Aquila nipalensis*, популяции, гнездовой ареал, зоогеография, генетическое разнообразие.

Поступила в редакцию: 10.03.2016 г. **Принята к публикации:** 30.03.2016 г.

Abstract

Steppe Eagle (*Aquila nipalensis*) is recognized as endangered species, therefore the study of its population structure is relevant for planning the environmental protection measures. As a part of this work GIS-analysis of the distribution of actual and potential nesting sites of the Steppe Eagle has been made, on the basis of which it was allocated 19 population groupings of this species area of which varies from 592 km² (Turanskaya) to 419,866 km² (Western Kazakhstan). The abundance of nesting Steppe Eagles in these groupings is ranged from 10 to 12,000 nesting pairs. Maximum species resource is concentrated in the West-Kazakhstan population, and the entire western enclave of population groupings at one time of the whole population are more than 40 % of the total number of the world population of this species. The most ancient haplotypes, allocated on the basis of the analysis in the polymorphic region of mitochondrial DNA D-loop were found in the Kalmyk and West-Kazakhstan populations, in these populations the maximum haplotype diversity was developed. Genetic diversity of the Steppe Eagle decreases as we move to the east – the minimum number of haplotypes, and more young, is typical for the Steppe Eagle population in Dauria. Analysis of the birds distribution with different morphological characteristics and haplotypes of mitochondrial DNA in populations of Steppe Eagle on the area of its nesting area suggests that the species is of monotypicality, and there is no reason to divide it into two subspecies.

Keywords: raptors, birds of prey, Steppe Eagle, *Aquila nipalensis*, populations, subspecies, zoogeography, genetic diversity.

Received: 10/03/2016. **Accepted:** 30/03/2016.

DOI: 10.19074/1814-8654-2016-32-67-88

Contact:

Igor Karyakin
Center of Field Studies
Nizhegorodskaya str.,
3–29
Nizhny Novgorod
Russia, 603109
tel.: +7 831 433 38 47
ikar_research@mail.ru

Ludmila Zinevich
Koltzov Institute of
Developmental Biology
of Russian Academy
of Sciences
Vavilova str., 26
Moscow,
Russia, 119334
tel.: +7 499 135 33 22,
fax: +7 499 135 80 12
lzinevich@gmail.com

Dmitriy Schepetov
Koltzov Institute of
Developmental Biology
of Russian Academy
of Sciences
denlior@gmail.com

Svetlana Sorokina
Koltzov Institute of
Developmental Biology
of Russian Academy
of Sciences
svetlana_ibr@mail.ru

Введение

До недавнего времени степной орёл (*Aquila nipalensis*) был самым массовым видом орлов Северной Евразии и населял обширные зоны степей и полупустынь, играя роль одного из основных хищников в степных экосистемах. Этот вид в период освоения целины пережил масштабное изменение гнездопригодных местообитаний в степном биоме, в результате чего западная граница его гнездового ареала откатилась на восток на сотни километров (рис. 1), но при этом степной орёл до последнего времени сохранял достаточно высокую численность популяций в полупустынях и степных мелкосопочниках. Однако, в конце XX – начале XXI столетий численность степного орла стала вновь стремительно сокращаться в результате непосредственной гибели птиц по причине поражения электротоком на ЛЭП, отстрела на путях миграции и отравления на местах зимовок, что послужило поводом для внесения вида в 2015 г. в список критически угрожаемых в Европе и в Красный лист МСОП в качестве исчезающего (Ashpole et al., 2014; Butchart et al., 2015; BirdLife International, 2015; Карякин, 2015). В свете этого становится актуальным выяснение границ и статуса отдельных популяций степного орла и их генетического разнообразия,

Introduction

Until recently, Steppe Eagle (*Aquila nipalensis*) was the most widespread species of eagles in the North Eurasia and it inhabited the vast areas of steppes and semi-deserts, playing the role of one of the top predators in the steppe ecosystems. In 2015, the species was listed as threatened in Europe and in IUCN Red List as endangered (Ashpole et al., 2014; Butchart et al., 2015; BirdLife International, 2015; Karyakin, 2015). In this light, it becomes relevant the identification of boundaries and status of individual populations of the Steppe Eagle, and their genetic diversity.

The issue of the status of Steppe Eagle subspecies is also relevant. Most taxonomists admit two subspecies of Steppe Eagle – western *Aquila nipalensis orientalis* and eastern *Aquila nipalensis nipalensis* (Dementiev, 1951; Stepanyan, 1990). However, recent studies have shown that intraspecific changes in Steppe Eagle are clinal, on this basis it is offered to merge *nipalensis* and *orientalis* subspecies (Clark, 2005).

The aim of this article is to:

- identify Steppe Eagle population groupings geographically by GIS methods,
- conduct a preliminary study of the genetic diversity in Steppe Eagle northern populations on the D-loop sequences of the

Рис. 1. Ареал степного орла (*Aquila nipalensis*): А – область бывшего гнездования, где в настоящее время вид исчез в качестве гнездящегося, В – современный гнездовой ареал, С – область летних кочёвок и регулярных встреч на миграциях, D – область зимовок.

Fig. 1. Range of the Steppe Eagle (*Aquila nipalensis*): A – former breeding range, which has been abandoned by the species to breed, B – modern breeding range, C – area of summer movements and regular records during migrations, D – wintering grounds.

особенно в трансграничной зоне России и Казахстана, где продолжается сокращение численности крупных популяций вида. Предполагается, что гнездовые группировки степного орла, сосредоточенные в российской части ареала, за исключением калмыцкой и алтае-саянских, поддерживаются за счёт притока свободных особей из популяционных ядер в Казахстане и Монголии, и благополучие вида на севере гнездового ареала зависит от ситуации в центрах популяций, лежащих южнее России (Карякин и др., 2013).

Также актуален вопрос о статусе подвигов степного орла. Большинство систематиков, в том числе российской школой, признаются два подвида степного орла – западный *Aquila nipalensis orientalis* и восточный *Aquila nipalensis nipalensis* (Деметьев, 1951; Степанян, 1990). Однако, недавние исследования показали, что внутривидовые изменения у степного орла клинальны, на основании чего подвиды *nipalensis* и *orientalis* предлагается объединить (Clark, 2005).

Цель данной статьи:

- выделить популяционные группировки степного орла по географическому принципу ГИС-методами,
- провести предварительное исследование генетического разнообразия северных популяций степного орла по последовательности D-петли митохондриального генома,
- собрать сведения касательно статуса подвидов и объективности их выделения.

Методы исследований

Область возможного гнездования степного орла в Турции, России, Казахстане и Монголии (более 80 % предполагаемого гнездового ареала вида) обследовалась с 1999 по 2015 гг. в рамках программ Центра полевых исследований и Сибэкоцентра, в рамках программы Российской сети изучения и охраны пернатых хищников по изучению и охране степного орла и проекта «Орлы России» при поддержке Русского географического общества, проектов ПРООН/ГЭФ/Минприроды РФ «Сохранение биоразнообразия Алтае-Саянского экорегиона» и «Совершенствование системы и механизмов управления ООПТ в степном биоме России», фондов Руффорда, Видена и ГГФ, Общества охраны птиц Венгрии (ММЕ/BirdLife Hungary), а также в рамках программы по инвентаризации ключевых орнитологических территорий международного значения в Казах-

Степной орёл (*Aquila nipalensis*). Фото И. Карякина.
Steppe Eagle (*Aquila nipalensis*). Photo by I. Karyakin.

mitochondrial genome,

- gather information about the status of subspecies and objectivity of their selection.

Methods of study

The area of possible Steppe Eagle nesting in Turkey, Russia, Kazakhstan and Mongolia (over 80 % of the supposed species nesting area) was examined from 1999 to 2015. As a result of studies such data have been collected, according to which it is possible to determine the spatial structure of the Steppe Eagle nesting area, and the number of its populations (Vazhov *et al.*, 2010a; 2010b; 2013; Karyakin, 2006; 2008; 2015; Karyakin, Novikova, 2006; Karyakin, Pazhenkov, 2008; Karyakin *et al.*, 2005; 2006; 2007; 2008; 2011; 2012; 2013; Medzhidov *et al.*, 2011; Nikolenko, Karyakin, 2013; Smelansky *et al.*, 2006; 2008).

Identifying the nesting areas and record keeping of the number of breeding Steppe Eagles was conducted in accordance with the techniques (Karyakin, 2012). All Steppe Eagles registrations were added into the GIS database. Over the 12-year study period 1469 nesting sites of Steppe Eagles have been mapped (fig. 2).

In addition to data collected by researchers in the framework of the above-mentioned projects, some literature data have been brought to the analysis (MaMing, Zhao, 2013; Muzaev, Erdenov, 2013; Pimenov, 2013; Gubin, 2015).

On the basis of accounting data of 2008–2015 in GIS (ArcView 3x) on the landscape map in accordance with the procedure of constructing the scheme of potential nesting sites (Karyakin, 2010) we have obtained a network, which includes 41697 hexagons. The system of Steppe Eagle population groupings is made by the method of

стане при поддержке АСБК. В результате исследований были собраны данные, по которым возможно определение пространственной структуры гнездового ареала степного орла и численность его популяций (Важов и др., 2010а; 2010б; 2013; Карякин, 2006; 2008; 2015; Карякин, Новикова, 2006; Карякин, Паженков, 2008; Карякин и др., 2005; 2006; 2007; 2008; 2011; 2012; 2013; Меджидов и др., 2011; Николенко, Карякин, 2013; Смелянский и др., 2006; 2008).

Выявление гнездовых участков и учёт численности размножающихся степных орлов вёлся в соответствии с методикой, разработанной в рамках проекта ПРООН/ГЭФ/Минприроды РФ «Совершенствование системы и механизмов управления ООПТ в степном биоме России» (Карякин, 2012). Все регистрации степных орлов вносились в базу данных ГИС. За 12-летний период исследований закартировано 1469 гнездовых участков степных орлов (рис. 2).

Помимо данных, собранных исследователями в рамках вышеуказанных проектов, к анализу привлечены некоторые литературные сведения (МаМин, Жао, 2013; Музаев, Эрденов, 2013; Пименов, 2013; Губин, 2015).

На основе учётных данных 2008–2015 гг. в среде ГИС (ArcView 3x) по ландшафтной карте для контура гнездопригодных местообитаний степного орла, в соответствии с методикой построения схемы потенциальных

spatial analysis of hexagons networks (clustering step – 30 km, minimum of 3 nesting sites in cluster). Population groupings were mapped out, if the gaps between polygons made on hexagons, exceeded clustering step. Such groups were mapped out, which included at least 3 real and 10 potential nesting sites.

As a material for genetic analysis there were used molted feathers of Steppe Eagle, collected on nests during the breeding season in expeditions of 2008–2015.

DNA for analysis was extracted from the mesenchymal pulp (Horvath et al., 2005) using a commercial Diatome DNA Prep 100 kit (Russia) according to the manufacturer's protocol. Polymerase chain reaction was performed using a ScreenMix HS kit (Evrogen, Russia) and an amplifier VeritiFast (Applied Biosystems, USA) using our own specific primers. Sanger sequencing was performed using BigDye 3.1 reagents in the ABI 3500 device (Applied Biosystems, USA). Primer designing and processing of sequencing results was performed using Lasergene software package (DNASTAR, USA). The search of polymorphic sites and analysis of haplotypes network was performed using software packages Mega 5.2 (MEGA, USA) and Network 5.0 (Fluxus Engineering, Clare, UK) (Zinevich et al., in press). As a result of work specific primers were designed allowing fully sequencing the sequence of control region A. *nipalensis*

Рис. 2. Гнездовые участки и встречи степных орлов в гнездовой период (А), выявленные в 2004–2015 гг. Условные обозначения: В – границы стран, С – граница гнездового ареала вида.

Fig. 2. Breeding territories and records of Steppe Eagles during breeding season (A), discovered in 2004–2015. Labels: B – state borders, C – border of the species breeding range.

гнездовых участков (Карякин, 2010) получена сетка, включающая 41697 гексагонов.

Система популяционных группировок степного орла построена методом пространственного анализа сети гексагонов, соответствующих реальным и потенциальным гнездовым участкам степного орла (шаг кластеризации – 30 км, минимум 3 гнездовых участка в кластере). Популяционные группировками выделяли, если разрывы между полигонами, построенными по гексагонам реальных и потенциальных гнездовых участков степного орла, превышали шаг кластеризации. Выделяли группировки, включающие минимум 3 реальных и 10 потенциальных гнездовых участков.

В качестве материала для генетического анализа были использованы линные перья степного орла, собранные на гнёздах в период размножения в ходе экспедиций 2008–2015 гг.

ДНК для анализа экстрагировали из мезенхимной пульпы (Horvath et al., 2005) с помощью коммерческого набора реактивов Diatome DNA Prep 100 (Россия) согласно протоколу производителя. Полимеразную цепную реакцию проводили с помощью набора ScreenMix-HS (Евроген, Россия) и амплификатора VeritiFast (Applied Biosystems, США) с использованием сконструированных нами специфических праймеров. Секвенирование по Сэнгеру проводили с помощью реактивов BigDye 3.1 на приборе ABI 3500 (Applied Biosystems, США). Подбор специфических праймеров и обработку результатов секвенирования проводили с помощью программного пакета Lasergene (DNASTAR, США). Поиск полиморфных сайтов и расчет сети гаплотипов проводили с помощью программных пакетов Mega 5.2 (MEGA, США) и Network 5.0 (Fluxus Engineering, Clare, Великобритания) (Зиневич и др., в печати). В результате работы были сконструированы специфические праймеры, позволяющие полностью секвенировать последовательность контрольного региона *A. nipalensis* и *A. heliaca*: for (5'-3'): GCCCTCGAAATAAAATGC, CCCCCGGGCTAAATCCATGCC, GACCATTCTTTCCCCCTACAC, ACTCGGTGGTCTCTACTGTGG, ATCTGGCTATGGCGTGTCC, CATTCGTCGAAAGCACTGGAGTTC.

Коллекционные линные перья степного орла. Кругом обведено место забора генетического материала из очина пера. Фото Л. Зиневич.

Sampling of moulted feathers of the Steppe Eagle. The place of sampling is circled. Photo by L. Zinevich.

sis and *A. heliaca*: for (5'-3'): GCCCTCGAAATAAAATGC, CCCCCGGGCTAAATCCATGCC, GACCATTCTTTCCCCCTACAC, ACTCGGTGGTCTCTACTGTGG, ATCTGGCTATGGCGTGTCC, CATTCGTCGAAAGCACTGGAGTTC; rev (5'-3'): CCGCGATTAAGAGGCAGAA, GTCCACAAGCATCTACTA, AGGTGTGGGATGATTTGTG, GTGGGGCGATTCGGCCAGTTTAG, GGGGTGTCTTTGTGGCTCGGTGG. The specificity of the offered primers was tested on 30 DNA samples of *A. nipalensis* and 1 control DNA sample *A. heliaca*, isolated from molted feathers. The complete nucleotide sequence of the control region (D-loop) in steppe eagle mitochondrial genome was determined. According to the analysis results of 28 DNA samples obtained from molted Steppe Eagle feathers, it was found that the total D-loop length – 1162 bp. Determined polymorphic region is in the area of 250–450 bp from D-loop start and contains six single nucleotide sites, deletions or indels are not observed (Zinevich et al., in press).

To understand how much bird populations belonging to subspecies *orientalis* and *nipalensis* are mixed, we have analyzed the information on birds migration based on the data obtained from the Raptor Ringing Center of the Russian Raptor Research and Conservation Network¹⁹. We have also conducted an analysis of the distribution of dark and pale birds, and birds of different size groups in the populations *orientalis* and *nipalensis* according to Web GIS "Faunistics"²⁰ and Data Base of the Center of Field Studies.

¹⁹ <http://rrcn.ru/en/ringing>

²⁰ <http://rrcn.ru/en/birdwatching/web-gis>

Rev (5'-3'): CCGCGATTAAGAGGCAGAA, GTCCCAAGCATTCACCTA, AGGTGTGTGGGATGATTTTGTG, GTGGGGCGATTCGGGCGATTTAG, GGGGTGTCTTGTGGCTCGGTTCG. Специфичность предлагаемых праймеров была проверена на 30 образцах ДНК *A. nipalensis* и 1 контрольном образце ДНК *A. heliaca*, выделенных из линных перьев. Была установлена полная нуклеотидная последовательность контрольного региона (D-петли) митохондриального генома степного орла. По результатам анализа 28 образцов ДНК, полученных из линных перьев степного орла, было установлено, что полная длина D-петли – 1162 bp. Обнаруженный полиморфный регион расположен в области 250–450 bp от начала D-петли и содержит 6 однонуклеотидных полиморфных сайтов, делеций или вставок не наблюдается (Зиневич и др., в печати).

Для понимания того, насколько сильно перемешиваются птицы из популяций, относящихся к подвидам *orientalis* и *nipalensis*, проанализирована информация о миграции птиц на основе данных Центра кольцевания хищных птиц Российской сети изучения и охраны пернатых хищников²¹. Также проведён анализ распределения тёмных и светлых птиц, и птиц разных размерных групп в популяциях *orientalis* и *nipalensis* по данным веб-ГИС «Фаунистика»²² и базы данных Центра полевых исследований²³. Измерения птенцов и взрослых птиц проводились в соответствии с Методическими рекомендациями... (Карякин, 2004). Измерялись полностью оперённые птенцы за 5–15 дней до вылета во время их мечения и взрослые птицы, достоверно погибшие на линиях электропередачи или по иным причинам на своих гнездовых участках, либо музейные экземпляры, для которых установлено гнездование в точках их коллектирования. Всего промерено 856 птенцов и 150 взрослых птиц.

Результаты и их обсуждение

Распространение степного орла на гнездовании

Сплошной гнездовой ареал степного орла в настоящее время протянулся от запада Калмыкии до Даурии и охватывает степную зону России (включая степные котловины Южной Сибири) и степную и полупустынную зоны Казахстана, Монго-

Measurements of fledglings and adult birds were conducted in accordance with the Methodological recommendations... (Karyakin, 2004). We measured fledglings for 5–15 days prior to their fly during their labeling and adult birds, which were conclusively died on power lines or other reasons at their nesting sites or museum specimens, for which nesting was found at sites of their collecting. It total 856 fledglings and 150 adult birds were measured.

Results and their discussion

Spread of Steppe Eagle in nesting

Continuous breeding ground of Steppe Eagle currently is spread from the west of Kalmykia to Dauria and it covers steppe zone of Russia (including steppe basins of southern Siberia) and steppe and semi-desert areas of Kazakhstan, Mongolia and China (fig. 2). The area of the breeding ground with isolates is 5 million km². Zonal isolates, confined to steppe and forest-steppe basins, separated by mountain-taiga forests, but lying in the vicinity of the continuous areal of the species, are known in the Southern Siberia (Minusinsk Basin, the forest-steppe Baikal Lakeside). Nesting isolates sufficiently remote from the continuous areal, are located in Turkey (Kirwan, 2008; our data) and Central China (Mamin, Zhao, 2013). Isolate in Turkey is 900 km away from the continuous breeding ground of species (from the nearest nesting areas of Steppe Eagle in Caspian Sea region), isolate in China – 400 km (from the nearest nesting areas of species in the Gobi-Altai).

Analysis of the population structure of the Steppe Eagle breeding ground

Analysis of the distribution of potential Steppe Eagle nesting areas allows selecting within the breeding ground of this species 5 zones with a high density and underdispersion (fig. 3).

Network clustering of potential Steppe Eagle nesting sites allows selecting 19 population groupings of this species (fig. 4), which identified the gaps in the range structure, defined as the absence of habitats available to nests (taiga zone in Siberia or Volga river floodplain in the European part of Russia, and so on. n.), and the absence of Steppe Eagle on nesting in habitats available to nests (middle reaches of Emba, western cliff of Ustyurt, etc.). The area of population

²¹ <http://rrcn.ru/ru/ringing>

²² <http://rrcn.ru/birdwatching/web-gis>

²³ <http://rrcn.ru/monitoring/4>

лии и Китая (рис. 2). Площадь гнездового ареала с изолятами составляет 5 млн. км². Зональные изоляты, приуроченные к степным и лесостепным котловинам, разделенным горно-таёжными лесами, но лежащие в непосредственной близости от сплошного ареала вида, известны в Южной Сибири (Минусинская котловина, Лесостепное Прибайкалье). Гнездовые изоляты, достаточно удалённые от сплошного ареала, локализованы в Турции (Kirwan, 2008; наши данные) и в Центральном Китае (МаМин, Жао, 2013). Изолят в Турции удалён на 900 км от сплошного гнездового ареала вида (от ближайших мест гнездования степного орла в Прикаспии), изолят в Китае – на 400 км (от ближайших мест гнездования вида в Гобийском Алтае).

Анализ популяционной структуры гнездового ареала степного орла

Анализ распределения потенциальных гнездовых участков степного орла позволяет выделить в пределах гнездового ареала этого вида 5 зон с высокой плотностью и равномерным распределением (рис. 3). Особенно выделяется западный анклав группировок (Калмыкия, Волжско-Уральское междуречье и Западный Казахстан), в которых на довольно большой площади степной орёл гнездится с высокой плотностью.

Кластеризация сети потенциальных гнездовых участков степного орла позволяет выделить 19 популяционных группировок

groupings varies from 592 km² (Turanskaya) to 419,866 km² (Western Kazakhstan). The number of nesting Steppe Eagles in these groupings is ranged from 10 to 12,000 breeding pairs. Maximum in population is Western Kazakhstan grouping, where there are 12,000 breeding pairs of Steppe Eagle (fig. 4 – G6).

It is likelihood that the Central Mongolian and Dauria population groupings are a single large population, as there are odd bits of information on the findings of Steppe Eagles breeding pairs in the buffer zone between the selected groupings (Barashkova, 2009; Stubbe et al., 2010, also refer to fig. 5).

The current population of the world Steppe Eagle population, taking into account the negative trend of the last decades in Russia and Kazakhstan, is estimated at 26.0–36.7 thousand of breeding pairs (Karyakin, 2015). In this case there are no objective current evidence from Mongolia, where the population of Steppe Eagle may vary in the range of 1.5–2.0 thousand pairs (by: Bold, Boldbaatar, 1999) up to 6–18 thousand pairs (from: Karyakin, 2013).

Building a network of potential Steppe Eagle nesting sites on the basis of accounting data allows allocating 41697 sites within the contour of the breeding ground. For examining territories in Kalmykia, Western Kazakhstan and the Altai-Sayan region, the number of actual identified sites were less than the number of potential sites by

Рис. 3. Карта плотности распределения потенциальных гнездовых участков степного орла. Условные обозначения: 1 – контур гнездового ареала, 2 – область установленного гнездования, полученная путём построения буферной зоны вокруг реальных гнездовых участков, 3 – границы стран, В – плотность распределения потенциальных гнездовых участков степного орла.

Fig. 3. Density of the Steppe Eagle's potential breeding territory distribution. Labels: 1 – outline of the breeding range, 2 – area of the proved breeding, calculated by constructing the buffer zone around the actual breeding territories, 3 – state borders, В – density of the Steppe Eagle's potential breeding territory distribution.

Рис. 4. Карта популяционных группировок степного орла. Условные обозначения: 1а – контур гнездового ареала, 1б – популяционные группировки (G1 – турецкая, G2 – калмыцкая, G3 – волжско-уральская, G4 – сыртовая, G5 – бузачинская, G6 – западноказахстанская, G7 – центральноказахстанская, G8 – прибалхашская, G9 – заилийская, G10 – восточноказахстанская, G11 – усть-канская, G12 – центральноалтайская, G13 – минусинская, G14 – туранская, G15 – тувинская, G16 – западномонгольская, G17 – центральномонгольская, G18 – даурская, G19 – китайская), 2 – область установленного гнездования, полученная путём построения буферной зоны вокруг реальных гнездовых участков, 3 – границы стран, В – плотность распределения потенциальных гнездовых участков степного орла. Коды популяционных группировок соответствуют таковым в табл. 1.

Fig. 4. Distribution of the Steppe Eagle populations. (G1 – Turkish, G2 – Kalmyk, G3 – Volga-Ural, G4 – Syrt, G5 – Buzachinskiy, G6 – Western Kazakhstan, G7 – Central Kazakhstan, G8 – Balkhash, G9 – Trans-Ili, G10 – East Kazakhstan, G11 – Ust-Kan, G12 – Central Altai, G13 – Minusinsk, G14 – Turan, the G15 – Tyva, G16 – West Mongolia, G17 – Central Mongolia, G18 – Dahurian, G19 – Chinese), 2 – area of the proved breeding, calculated by constructing the buffer zone around the actual breeding territories, 3 – state borders, B – density of the Steppe Eagle's potential breeding territory distribution. Codes of populations are similar to those in Table. 1.

этого вида (рис. 4), для которых определены разрывы в структуре ареала, определяемые как отсутствием гнездопригодных биотопов (пояс тайги в Сибири или пойма реки Волга в Европейской части России, и т.п.), так и отсутствием степного орла на гнездовании в гнездопригодных биотопах (среднее течение р. Эмба, западный чинк Устюрта и т.п.). Площадь популяционных группировок варьирует от 592 км² (Туранская) до 419866 км² (Западноказахстанская). Численность гнездящихся степных орлов в этих группировках варьирует от 10 до 12000 гнездящихся пар. Максимальной по численности является западноказахстанская популяционная группировка, где сосредоточено 12000 гнездящихся пар степных орлов (рис. 4 – G6).

Стоит отметить, что в конце 90-х гг. XX столетия западный анклав популяционных

10.3–15.1 %, on average (n=9) 12.7±1.54 %. On this basis, we define the world population of Steppe Eagle for the purposes of this study at average of 36.4 thousand pairs (35.4–37.4 thous. pairs).

In Mongolia, as a result of building a network of potential nesting sites of Steppe Eagle it was allocated 8.7 thousand of sites, and the abundance, with inaccuracy on the control areas, is defined of 7.7 thousand pairs at average.

The estimate of abundance for all allocated population groupings of Steppe Eagle is given in table. 1.

If we take the population estimates as truth, made by the analysis results of the Steppe Eagle potential sites distribution, we can state that currently third part of the gene pool is concentrated on the fifth part of the breeding range. The entire western

группировок представлял собой единое целое и разрывы между ныне выделенными группировками – результат деградации популяции. Есть вероятность, что Центральномонгольская и Даурская популяционные группировки являются собой единую крупную популяцию, так как имеются разрозненные сведения о находках гнездящихся пар степных орлов в буферной зоне между выделенными группировками (Барашкова, 2009; Stubbe et al., 2010, см. также рис. 5).

Современная численность мировой популяции степного орла, учитывающая негативный тренд последних десятилетий в России и Казахстане, оценивается в 26,0–36,7 тыс. гнездящихся пар (Карякин, 2015). При этом отсутствуют объективные современные данные из Монголии, в ко-

enclave of population groupings of at one time whole population is more than 40 % of the total world population of the species. Kazakhstan Steppe Eagle populations have 70 % according to various estimates (according to the estimates obtained in this study) to 84.47 % (based on the lowest estimate of species abundance in Mongolia of: Bold, Boldbaatar, 1999).

Analysis of the subspecies structure in steppe eagle breeding range

Western Steppe Eagle *Aquila nipalensis orientalis* Cabanis, 1854 (J. Ornith., 2. c. 369, Sarepta). Syn.: *Aquila mogilnik* Gmelin, 1770, *Aquila pallasii* C.L. Brehm, 1855; *Aquila glitschi* Severtzov, 1875 (nomen nudum). According to Stepanian (1990) is light and small race: wing length of males is 515–560 (535 mm), females – 550–605 (575 mm).

Eastern Steppe Eagle *Aquila nipalensis nipalensis* Hodgson, 1833 (Asiatic Researches, 18, pt 2, p. 13, Nepal). Syn.: *Aquila amurensis* Swinhoe, 1871. According to Stepanian (1990) is large dark race: wing length of males is 565–610 (585 mm), females – 600–645 (625 mm).

Despite the fact that Hartert (1913) believed that the Western Steppe Eagle cannot be definitely distinguished from the Eastern, however, he treated *orientalis* as a subspecies and presented measurement data, thereby demonstrating that *orientalis* is less than *nipalensis* at average.

According to Stepanian (1990) a smaller form – *A. n. orientalis*, wintering in Africa and the Middle East, nests to the west of the Altai (starting from the bottom of the Altai Mountains). According to the above estimates of the abundance the share of this sub-species is about 70 % of the total world population. In the Altai and further to the east *A. n. nipalensis* nests, wintering from Pakistan to Thailand, which accounts for 30 % of the total world population.

It should be noted that the contribution of populations belonging to *orientalis*, into the global resource of species is shown in a period of population decline in western and southern populations in Kazakhstan, while the Steppe Eagle populations referred to *nipalensis*, appear to be more stable. If we consider the period up to the end of the 90-ies., i.e., before the Russian Caspian populations (Kalmykia and vicinity) and Kazakhstan lost about 40,000 pairs in total (see Karyakin, 2015), we can assume that the share of *A. n. orientalis* accounted for about

Рис. 5. Находки гнезд степного орла в Монголии, по: Stubbe et al., 2010 – верху; выявленные в 2001–2002 гг. на площадке в Центральной Монголии, на основе которой построена схема потенциальных гнездовых участков степного орла для территории Монголии – внизу.

Fig. 5. Found nests of the Steppe Eagle in Mongolia, according to Stubbe et al., 2010 – upper; found in 2001–2002 in the study plot in Central Mongolia, which was the base for developing the scheme of potential breeding territories of the Steppe Eagle in Mongolia – the bottom.

торой численность степного орла может изменяться в диапазоне от 1,5–2,0 тыс. пар (по: Bold, Boldbaatar, 1999) до 6–18 тыс. пар (из: Карякин, 2013). Минимальная оценка численности учитывается в вышеприведенной оценке численности мировой популяции вида, а максимальная оценка основана на ёмкости местообитаний, верхний предел которой, является максимально возможной численностью.

Построение сети потенциальных гнездовых участков степного орла на основе учётных данных позволяет выделить внутри контура гнездового ареала 41697 участков. Для Монголии сеть построена по данным с единственной площадки (см. рис. 5) и откорректирована по учётным данным, полученным на сопредельных территориях России в Алтае-Саянском регионе, Бурятии и Даурии, поэтому её погреш-

87 %, while the share of *A. n. nipalensis* – about 13 %.

Considering the fact that Steppe Eagle is a distant migrant and nests in isolated steppe depressions in the entire area of southern Siberia, the existing natural conditions do not create barriers that aggravate the exchange of species. In light of this enormous disproportion in the direction of *A. n. orientalis* in the area of the species looks very strange.

Spreading the birds that refer to different subspecies in their sizing characteristics is shown in fig. 6 and table. 2. Steppe Eagles, which can be referred according to the size to *nipalensis*, begin to register in the West Kazakhstan population. According to collected information the share of fledglings of *nipalensis* size class in West Kazakhstan population grouping is 6.44 %, and the share of adult birds – 15.22 %. In the East

Табл. 1. Площадь популяционных группировок степного орла (*Aquila nipalensis*) и оценка численности гнездящихся пар. Коды популяционных группировок соответствуют таковым на рис. 4.

Table 1. Square of the Steppe Eagle (*Aquila nipalensis*) populations and the assessment of breeding pair numbers. Codes of populations are similar to those in Fig. 4.

ID	Название популяционной группировки Name of the population	Площадь (км ²) Area (km ²)	Доля (%) Share (%)	Средняя оценка численности (пар) Average esti- mate population numbers (pairs)	Доля (%) Share (%)
G1	Турецкая / Turkish	13944	0.71	10	0.03
G2	Калмыцкая / Kalmyk	45897	2.32	350	0.96
G3	Волжско-уральская (степная часть междуречья Волги и Урала на юг до урдинских песков) Volga-Urals (steppe part between the Volga and Ural rivers to the south to the Urda sands)	69472	3.51	2600	7.14
G4	Сыртовая (Общий Сырт) Syrt (Steppe upland "Obschiy Syrt")	19429	0.98	40	0.11
G5	Бузачинская (п-ов Бузачи) / Buzachi (Buzachi Peninsula)	7955	0.40	10	0.03
G6	Западноказахстанская (Устюрт, Шагырай, Эмба, Мугоджары, Орь) / Western Kazakhstan (Usturt Plateau, Emba river basin, Mugodzhar mountains, Or river basin)	419867	21.24	12000	32.98
G7	Центральноказахстанская / Central Kazakhstan	191666	9.70	3000	8.24
G8	Прибалхашская / Balkhash Lake region	9808	0.50	30	0.08
G9	Заилийская / Trans Ili	4971	0.25	10	0.03
G10	Восточноказахстанская / Eastern Kazakhstan	188080	9.51	9000	24.73
G11	Усть-Канская / Ust-Kan depression	3730	0.19	60	0.16
G12	Центральноалтайская / Central Altai mountains	3210	0.16	10	0.03
G13	Западномонгольская / Western Mongolia	372283	18.83	3000	8.24
G14	Минусинская / Minusinsk	15680	0.79	150	0.41
G15	Туранская / Turan	592	0.03	10	0.03
G16	Тувинская / Tuva	19449	0.98	100	0.27
G17	Центральномонгольская / Central Mongolia	410736	20.78	4000	10.99
G18	Даурская / Dahuria	153896	7.79	2000	5.50
G19	Китайская / Chinese	26054	1.32	10	0.03
ВСЕГО / TOTAL		104038	100	36390	100

ность может быть высокой. Для контрольных территорий в Калмыкии, Западном Казахстане и Алтае-Саянском регионе, число реально выявленных участков было меньше числа потенциальных участков на 10,3–15,1 %, в среднем на ($n=9$) $12,7 \pm 1,54$ %. Исходя из этого мы определяем мировую численность степного орла для целей данного исследования в среднем в 36,4 тыс. пар (35,4–37,4 тыс. пар).

В Монголии в результате построения сети потенциальных гнездовых участков степного орла выделено 8,7 тыс. участков, а численность, с учётом погрешности, установленной на контрольных территориях, определена в среднем в 7,7 тыс. пар.

Оценка численности для всех выделенных популяционных группировок степного орла дана в табл. 1.

Если принять верность оценок численности, сделанных по результатам анализа распределения потенциальных участков степного орла, можно констатировать тот факт, что в настоящее время на пятой части гнездового ареала вида сосредоточено треть его генофонда. Весь западный анклав популяционных группировок некогда цельной популяции – это более 40 % от всей численности мировой популяции вида. На казахстанские популяции степных орлов приходится по разным оценкам от 70 % (по оценке, полученной в рамках данного исследования) до 84,47 % (исходя из минимальной оценки численности вида в Монголии по: Bold, Boldbaatar, 1999).

Анализ подвидовой структуры гнездового ареала степного орла

Западный степной орёл *Aquila nipalensis orientalis* Cabanis, 1854 (J. Ornith., 2. с. 369, Сарепта). Син.: *Aquila mogilnik* Gmelin, 1770, *Aquila pallasii* C.L. Brehm, 1855; *Aquila glitschi* Severtzov, 1875 (nomen nudum). По Л.С. Степаняну (1990) светлая и мелкая раса: длина крыла самцов 515–560 (535 мм), самок – 550–605 (575 мм).

Восточный степной орёл *Aquila nipalensis nipalensis* Hodgson, 1833 (Asiatic Researches, 18, pt 2, с. 13, Непал). Син.: *Aquila amurensis* Swinhoe, 1871. По Л.С. Степаняну (1990) тёмная и крупная раса: длина крыла самцов 565–610 (585 мм), самок – 600–645 (625 мм).

Несмотря на то, что Э. Хартерт (Hartert, 1913) считал, что западного степного орла нельзя достоверно отличить от восточного, тем не менее, трактовал *orientalis* как подвид и представил данные измерений, тем

Полувзрослый степной орёл, линяющий во взрослый наряд. Фото И. Карякина.
Moulted subadult Steppe Eagle. Photo by I. Karyakin.

Kazakhstan population grouping of large birds of *nipalensis* size class are both among fledglings, and adult birds and account for a half. In the Altai-Sayan region almost all 100 % of birds refer to *nipalensis*, but to the east and southeast of the Altai-Sayan region the birds of small size, close to *orientalis*, begin to appear.

Interestingly that almost all of the registrations of large birds of *nipalensis* size class in *orientalis* areal in Kazakhstan and the Orenburg region of Russia are connected with the mountain groups – Mugodzhary, Southern Ural, quartzite kettle backs of Or' basin, granite massifs of Ulutau and south and east Kazakh Upland. As if there is the dispersion of birds here from the eastern mountain populations and they take biotopes for nesting habitats, similar to those where they were born.

As a support to the hypothesis of the wide dispersion of young birds from the eastern populations to the western, and vice versa, we can consider the information on returns of ringed birds (fig. 7). More recently it was considered unlikely that the Eastern Steppe Eagles winter in Africa (Clark, 2005), but in light of recent returns of rings from the Altai birds, their wintering in Africa no longer looks unlikely.

In winter of 2014 thanks to returns of Steppe Eagles from Iran he line was drawn under the issue of migration of the Eastern Steppe Eagle *A. n. nipalensis* on African-Eurasian migratory path (Karyakin et al, 2015a, 2015b). In autumn of 2015 it was managed to get information about meetings in Pakistani-Indian wintering of Western Steppe Eagle *A. n. orientalis* from the western part of the areal.

Варианты окраски верха тела ювенильных степных орлов с сильно развитыми (А) и умеренно развитыми охристыми пятнами (В–F): А – Калмыкия, В – Западный Казахстан, С, D – Алтай, E, F – Даурия. Фото И. Карякина и А. Машыны.

Variants of painting the upper part of the body juvenile Steppe Eagles with strongly developed (A) and moderately developed (B–F) ochre spots: A – Kalmykia, B – Western Kazakhstan, C, D – Altai, E, F – Dauria. Photos by I. Karyakin and A. Matsina.

самым продемонстрировав, что *orientalis* в среднем меньше, чем *nipalensis*.

По Л.С. Степаняну (1990) более мелкая форма – *A. n. orientalis*, зимующая в Африке и на Ближнем Востоке, гнездится к западу от Алтая (начиная с подножия Алтайских гор). По вышеприведенным оценкам численности на долю этого подвида приходится около 70 % от общей численности мировой популяции. На Алтае и далее на восток гнездится *A. n. nipalensis*, зимующий от Пакистана до Таиланда, на долю которого приходится 30 % от общей численности мировой популяции.

Следует заметить, что вклад популяций, относящихся к *orientalis*, в общемировой ресурс вида приведён на период падения численности в западных и южных популяциях в Казахстане, в то время как популяции степного орла, относимые к *nipalensis*, выглядят более стабильными. Если рассматривать период до конца 90-х гг., т.е. до того, как прикаспийские популяции России (Калмыкия и окрестности) и Казахстана в

Facts of mixing the birds from eastern and western populations on wintering as well as registration of large birds, close to *nipalensis* in mountain and bald mountain massifs of the western part of the species range, clinal resizing in the plain part of the area from Kalmykia to East Kazakhstan mountains with a broad area of their overlap already in East Kazakhstan population nominally referred to *orientalis*, only confirm the offer of Clark (Clark, 2005) about Steppe Eagle monotypicity. Analysis of the distribution of mitochondrial DNA haplotypes in populations of Steppe Eagle (see below) only confirms the hypothesis that the Steppe Eagle is a monotypic species, the only geographical variation of which is clinal difference in size (the size increases from west to east).

Preliminary assessment of the haplotypes spread in different populations of the Steppe Eagle

For a preliminary assessment of the distribution of mitochondrial DNA haplo-

сумме потеряли около 40 000 пар (см. Карякин, 2015), можно предположить, что на долю *A. n. orientalis* приходилось около 87 %, а на долю *A. n. nipalensis* – около 13 %.

Учитывая то, что степной орёл является дальним мигрантом и гнездится в изолированных степных котловинах на всём пространстве Южной Сибири, существующие природные условия не создают барьеров, затрудняющих обмен особями. В свете этого колоссальная диспропорция в сторону *A. n. orientalis* в ареале вида выглядит крайне странной.

Изучение гнездовой биологии показало, что птенцы степных орлов из западных популяций, относимых к *orientalis* более быстро развиваются, особенно на этапе начала оперения, и уже к 60-дневному возрасту способны к полёту, в то время, как сроки развития птенцов из Алтае-Саянского региона, относимых к *nipalensis*, более продолжительны в среднем на 7 дней. Однако является ли эта характеристика подвидовой? Скорее всего, развитие зависит от условий и питания. Горные популяции степного орла, в отличие от своих равнинных собратьев, живущих в более мягком климате и питающихся более мелкими и более массовыми объектами питания, обитают в суровых условиях с частыми летними снегопадами и вынуждены, охотиться на более крупную добычу, не образуя плотных концентраций. Поскольку анализ развития птенцов из равнинных и горных гнездовых группировок внутри одной популяции не проводилось, вопрос остаётся открытым.

Наземный, наскальный и древесный стереотипы гнездования характерны для всех популяций, за исключением тех, где попросту отсутствует требующийся субстрат. Древесногнездящиеся, как и наземногнездящиеся группировки степного орла не являются подвидоспецифическими и рассеяны по всему ареалу от Турции и Калмыкии до Бурятии и Центральной Монголии. Лишь в Даурии не удалось выявить гнёзда степного орла, устроенные на деревьях, что возможно связано с сильнейшей деградацией популяции и сохранением лишь наземного и наскального стереотипов гнездования, как наиболее продуцируемых в данной популяции.

Начиная с описания Э. Хартерта (Hartert, 1913) все последующие систематики констатировали факт, что *nipalensis* темнее, чем *orientalis*, не приводя никаких убедительных доказательств. Вопреки устоявшемуся мнению, в восточной части аре-

types samples of 23 Steppe Eagles from 6 population groupings were collected: Kalmyk and the Volga-Urals – 5 samples, West Kazakhstan – 7 samples, the Altai-Sayan (Minusinsk and Western Mongolia) – 7 samples, Dahurian – 4 samples. As the analysis result of D-loop sequences of these 23 species 7 different haplotypes have been allocated. Two of them coincide in the region 293–297 bp with prior for Steppe Eagle haplotypes (AJ781270.1 и AJ781269.1), information about which is available in the gene bank, and the third previously described haplotype on this site of polymorphism in our sample were not meet even once. The distances between the detected haplotypes are shown in fig. 8. Distribution of detected haplotypes in different population groupings of Steppe Eagle, indicating the number of samples are shown in fig. 9.

It can be seen that the most ancient of the found haplotypes is in the extreme western point of the range of this species (except isolate in Turkey) – in Kalmykia. Haplotype F runs through all population groupings from Kalmykia to Dauria, taking from 29 to 67 % in the sample. Haplotype C is recorded in samples from West Kazakhstan to Dahurian population groupings with a share of 13 to 42 %.

The greatest diversity of haplotypes is observed in the population groupings of Kalmykia and Kazakhstan. We can expect that in these populations, along with the Volga-Urals, the main species gene pool is concentrated.

As we move to the east across the steppe eagle habitat its population and genetic diversity decreases. In particular, in our sample for Altai-Sayan populations there were revealed three haplotypes, despite the fact that the sample is comparable with that of West Kazakhstan population, while only 2 haplotype are detected for Daurian. Even preliminary results show the expected pattern of maximum diversity in the Western populations enclave, where the main resource of the species is concentrated and the presence only of “young” haplotypes in the eastern populations.

Conclusion

The focus of Steppe Eagle population, probably throughout the whole Holocene, was in the Caspian Sea macro-region (Pre-Caucasian region, semi-deserts and steppes of the Caspian Sea region, the whole steppe

Варианты окраски
верха тела ювениль-
ных степных орлов в
Калмыкии.
Фото А. Мацыны.

Variants of painting the
upper part of the body
juvenile *Steppe Eagles*
in Kalmykia.
Photos by A. Matsina.

ала вида, доля светлых птиц во взрослом наряде значительно больше, чем тёмных и сравнима с таковыми показателями для западной части ареала. Пространственный анализ регистраций птиц, ранжированных по градациям тона оперения, не позволяет вывести закономерностей. Тёмная вариация окраски с ярким узким затылочным пятном регистрируется в 23 % случаев и размазана по ареалу вида с небольшой концентрацией в Алтае-Саянской горной области.

Существенно осложняет ситуацию то, что в настоящее время в 50 % размножающихся пар присутствуют птицы в возрасте до 6 лет, которые имеют более светлую окраску кроющих. После исчезновения в 4-летнем возрасте «ювенильной полосы» по низу крыла, этих птиц становится сложно отличить от 6-летних, хотя их тон окраски в целом светлее. На это обратил внимание Вильям Кларк (Clark, 2005): «степные орлы в 4 наряде (т.е. последнем перед взрослым нарядом) хорошо отли-

part of the Volga basin, Volga and Ural interfluvial area, Cis-Urals, Mugodzhary, steppes and semi-deserts to the east including Turgay, to the north – to the Southern Urals, to the south – to the Ustyurt). Herefrom, apparently, species spread to the east and, probably, not so long ago in evolutionary terms stepped over the mountainous areas of western part of Central Asia. Hence there is obsolescence of ancient haplotypes as we move to the east, across the Steppe Eagle populations and increase in sizes due to the adaptation to a more continental and cold climate and reclaim of larger preys.

Concentration of the bulk of species (and genetic diversity) in the area of the Caspian Sea region of Steppe Eagle allows considering this area a certain reserve, important for the conservation of species as a whole. Here best efforts should be made for species protection, neutralization of negative factors and the conservation of large massifs of habitat, unstrained by human activity.

чаются от более ранних имматурных и чем-то напоминают взрослых, но отчетливо светлее, обычно не имеют светлых пятен на затылке, у них светлые участки на кроющих подхвостья и остаются несколько имматурных второстепенных маховых без широких концевых полос (Clark, 1996; 1999); возможно, что предыдущие исследователи путали таких птиц со взрослыми и, возможно, что некоторые образцы, по которым Дж. Кабанис (Cabanis, 1854) делал описание *A. orientalis* были действительно орлами в 4 наряде, а не взрослыми». По мнению В. Кларка (Clark, 2005) изучившего более 3000 образцов из множества музеев, включая более 100 взрослых особей, полувзрослые степные орлы в первых трех нарядах демонстрируют цветовые различия в окраске низа, но это вызвано индивидуальными различиями, а не географическими. Следовательно, вариации окраски не специфичны для западной и восточной форм степного орла.

Мы предполагали, что, как в случае с подорликами (*A. clanga*, *A. pomarina*), в популяциях степного орла может иметь место географическая вариация окраски ювенильных птиц, выражающаяся в размерах охристых пятен верха крыла и поясницы, а также в размерах рыжего пятна на затылке, однако анализ показал, что максимальные вариации этих признаков сосредоточены в Калмыкии. Уже восточнее Волги, встречается стабильно лишь три ва-

рианта развития охристых пятен на верхе крыла и пояснице, возникающие в близких пропорциях во всех популяциях до Даурии включительно.

Более определенным выглядит распределение птиц, относимых к разным подвидам по своим размерным характеристикам (рис. 6, табл. 2). Степные орлы, которых можно отнести по размеру к *nipalensis*, начинают регистрироваться уже в Западноказахстанской популяции, а возможно и западнее, так как есть сведения о мечении «беркутиными» кольцами ($D_{inner}=25,5$ мм) полностью оперённых молодых самок за несколько дней до вылета из гнезда в Волгоградской области (В.Н. Пименов, личное сообщение). По собранным сведениям доля птенцов размерного класса *nipalensis* в Западноказахстанской популяционной группировке составляет 6,44 %, а доля взрослых птиц – 15,22 %. В Центральнокзахстанской популяционной группировке доля птенцов размерного класса *nipalensis* возрастает до 8,82 %, но доля взрослых птиц падает, до 3,45 %, но уже в Восточноказахстанской популяционной группировке крупные птицы размерного класса *nipalensis* как среди птенцов, так и среди взрослых составляют половину. В Алтае-Саянском регионе фактически все 100 % птиц относятся к *nipalensis*, но к востоку и юго-востоку от Алтае-Саянского региона начинают появляться птицы мелких размеров, близких к *orientalis*, хотя, впрочем,

Рис. 6. Регистрации степных орлов идентифицируемых по размерам (длина крыла, диаметр цевки) как *A. n. nipalensis* в разных популяциях.

Fig. 6. Registrations of Steppe Eagles identified according to sizes (length of wing and diameter of tarsus) as *A. n. nipalensis* in different populations.

Табл. 2. Регистрации степных орлов идентифицируемых по размерам (длина крыла, диаметр цевки) как *A. n. nipalensis* в разных популяциях.**Table 2.** Registrations of Steppe Eagles identified according to sizes (length of wing and diameter of tarsus) as *A. n. nipalensis* in different populations.

Название популяционной группировки Name of the population	Птенцы / Nestlings			Взрослые птицы / Adults		
	Все All	~ <i>nipalensis</i>	Доля (%) Share (%)	Все All	~ <i>nipalensis</i>	Доля (%) Share (%)
Калмыцкая и Волжско-Уральская Kalmyk and Volga-Urals	177	0	0	39	0	0
Западноказахстанская / Western Kazakhstan	357	23	6.44	46	7	15.22
Центральнорахстанская / Central Kazakhstan	34	3	8.82	29	1	3.45
Восточноказахстанская / Eastern Kazakhstan	39	20	51.28	11	6	54.55
Алтае-Саянские популяции (Усть-Канская, Центральноалтайская, Минусинская, Тувинская, Западномонгольская) Alnai-Sayan populations (Ust-Kan depression, Central Altai mountains, Minusinsk, Tuva, Western Mongolia)	225	221	98.22	10	10	100.00
Центральномонгольская / Central Mongolia	20	16	80.00	10	7	70.00
Даурская / Dahuria	4	3	75.00	5	4	80.00
ВСЕГО / TOTAL	856	286	33.41	150	35	23.33

выборка для данных популяций слишком мала, чтобы делать какие-то серьезные заключения.

Интересно то, что фактически все регистрации крупных птиц размерного класса *nipalensis* в ареале *orientalis* в Казахстане и на территории Оренбургской области России связаны с горными группами – Мугоджары, Южный Урал, кварцитовые гряды бассейна Ори, гранитные массивы Улуту и юга и востока Казахского мелкосопочника. Как будто именно сюда происходит дисперсия птиц из восточных горных популяций и они занимают для гнездования биотопы, близкие тем, в которых появились на свет. К сожалению пока не появится серьезных данных по спутниковому прослеживанию десятков орлов, это предположение так и останется предположением.

В качестве некоторой поддержки гипотезы о широкой дисперсии молодых птиц из восточных популяций в западные и наоборот, можно считать информацию о возвратах окольцованных птиц (рис. 7). Ещё недавно считалось маловероятным, что восточные степные орлы зимуют в Африке (Clark, 2005), однако в свете последних возвратов колец от алтайских птиц, их зимовка в Африке уже не выглядит маловероятной.

Зимой 2014 г. благодаря возвратам степных орлов из Ирана была поставлена точка в вопросе о миграции восточного степно-

го орла *A. n. nipalensis* по Афро-Евразийскому миграционному пути (Карякин и др., 2015а; 2015b):

– степной орёл, окольцованный 25 июля 2014 г. на гнезде AN63-1 в Кош-Агачском районе Республики Алтай в отрогах Талдуайра к северо-востоку от Ташанты и к западу от оз. Киндикты-Куль²⁴ был найден мёртвым 22 ноября 2014 г. в Иране около Бардаскана²⁵. Дистанция – 3013 км, азимут – 249 градусов, продолжительность – 121 день с момента кольцевания.

– степной орёл, окольцованный 14 июля 2014 г. на гнезде AN-RA52-1 в Кош-Агачском районе Республики Алтай на Сайлюгеме к западу от Ташанты²⁶ (анкета кольцевания) был отловлен 7 декабря

Птенцы степного орла, размеры которых характерны для *nipalensis* ssp., были помечены «беркутины-ми» кольцами в Оренбургской области (в гнездовом ареале *orientalis* ssp.). Фото И. Карякина.

Nestlings of the Steppe Eagle with sizes that are specific for *nipalensis* ssp. were tagged with large rings in the Orenburg region (in breeding range from *orientalis* ssp.). Photo by I. Karyakin.

²⁴ <http://demo.nextgis.ru/birdreport/report/3528>

²⁵ <http://demo.nextgis.ru/birdreport/report/3802>

²⁶ <http://demo.nextgis.ru/birdreport/report/3505>

Рис. 7. Схемы возврата колец от степных орлов, полученные в рамках программы Центра кольцевания хищных птиц Российской сети изучения и охраны пернатых хищников: схема возвратов алтайских птиц из Ирана в 2014 г. – вверху, схема возврата оренбургской птицы из Пакистана в 2015 г. – в центре, все возвраты за 2012–2015 гг. – внизу.

Fig. 7. Schemes of the Steppe Eagle ring recoveries obtained within the programme of the Raptor Ringing Center of the RRCN: scheme of recoveries of Altai birds from Iran in 2014 – upper, scheme of recovery of Orenburg bird from Pakistan in 2015 – center, all the recoveries for 2012–2015 – bottom.

2014 г. в Иране к югу от Деррегеца – это пара десятков километров от границы с Туркменистаном²⁷. Птица попала в реабилитационный центр, после чего была выпущена в природу. Дистанция – 2758 км, азимут – 251,5 градусов, продолжительность – 147 дней с момента кольцевания.

Осенью 2015 г. удалось получить сведения о встречах на пакистано-индийских зимовках западного степного орла *A. p. orientalis* из западной части ареала:

– степной орёл, окольцованный 3 июля 2015 г. в Оренбургской области²⁸ был пойман в Какар Хурасан Тешил в районе Килла-Сайфулла в провинции Белуджистан в Пакистане 26 сентября 2015 г.²⁹ Дистанция – 2276 км, азимут – 160,4 градуса, продолжительность 86 дней с момента кольцевания.

В свете этого, не исключено, что некоторые молодые степные орлы из восточных популяций, достигающие половой зрелости, мигрируют с зимовок не в нательную область, а в западную часть ареала вида, как собственно и западные степные орлы в восточные области. Как показывают результаты прослеживания с помощью GSM/GPS и Argos/GPS передатчиков молодых могильников, на второй год орлы могут существенно менять как стратегию миграции, так и область зимовки и летнего пребывания (Изучение..., 2016).

Факты перемешивания птиц из восточных и западных популяций на зимовках, а также регистрации крупных птиц, близких к *nipalensis* в горных и мелкосопочных массивах западной части ареала вида, клинальное изменение размеров в равнинной части на пространстве от Калмыкии до гор Восточного Казахстана с широкой зоной их перекрытия уже в Восточноказахстанской популяции, номинально относившейся к *orientalis*, лишь подтверждают предположение В. Кларка (Clark, 2005) о монотипичности степного орла. Анализ распределения гаплотипов митохондриальной ДНК в популяциях степного орла (см. ниже) лишь подтверждает предположение о том, что степной орёл является монотипичным видом, единственная географическая вариация которого – клинальное отличие в размере (размер увеличивается с запада на восток).

Предварительная оценка распространения гаплотипов в различных популяциях степного орла

Для предварительной оценки распределения гаплотипов митохондриальной ДНК были собраны образцы от 23 степных

²⁷ <http://demo.nextgis.ru/birdreport/report/3801>

²⁸ <http://demo.nextgis.ru/birdreport/report/3908>

²⁹ <http://demo.nextgis.ru/birdreport/report/3909>

тием инфраструктуры птицепасных ЛЭП, являющей «коридоры смерти» через места обитания вида в этом регионе.

Анализ распределения птиц с разными морфологическими признаками и анализ распределения гаплотипов митохондриальной ДНК в популяциях степного орла на пространстве его гнездового ареала, свидетельствуют о том, что вид монотипичен, и нет оснований делить его на два подвида. Тем не менее, локализация на гнездовании крупных птиц в горных группах и мелкосопочниках степной зоны Казахстана среди массы птиц более мелких размеров, населяющих прилегающие равнины, требует дальнейшего изучения. Как и требует изучения разница в сроках развития птенцов орлов из равнинных и горных популяций.

Для получения более детальной информации по генетическому разнообразию популяций степного орла актуален сбор и анализ материалов из всех популяций,

особенно из южных изолятов, в которых орлы находятся под угрозой исчезновения. Актуально также выяснить генетические потери вида, для чего имеет смысл проанализировать последовательность D-петли митохондриального генома по коллекционным материалам, собранным из вымерших популяций степного орла от Румынии до Юго-Восточной Украины.

Благодарности

Авторы благодарят А. Барашкову, Р. Бахтина, Р. Бекмансурова, А. Вагина, С. Важова, А. Коваленко, Н. Колесову, М. Королькова, Р. Лапшину, А. Макарова, А. Машину, Э. Николенко, О. Смагину, И. Смелянского, А. Семёнова, участвовавших в экспедициях, в которых собиралась информация о степном орле. Особая благодарность руководству Природоохранительной комиссии Русского географического общества, поддерживавшей проект «Орлы России», в рам-

Рис. 9. Карта популяционных группировок степного орла и разнообразия гаплотипов в них по данным с 24 точек. Легенда: SB – точки сбора материалов (линные перья с 23 гнёзд и с 1 погибшей на гнездовом участке птицы), BG – популяционные группировки, BR – гнездовой ареал, MR – область летних кочёвок, WR – область зимовок (стрелками показаны основные пути миграции степных орлов), CB – границы стран. На диаграммах показана представленность гаплотипов А–Н в разных популяционных группировках степного орла.

Fig. 9. The Steppe Eagle populations and diversity of their haplotypes according to data from 24 points. Labels: SB – points of sampling (moulted feathers from 23 nests and from 1 dead bird found in its nesting area), BG – populations, BR – breeding range, MR – area of summer movements, WR – wintering grounds (arrows indicate the main migrating routes of the Steppe Eagle), CB – state borders. Diagrams show representation of haplotypes A–H in different Steppe Eagle populations.

ках которого была собрана большая информация о степном орле, а также руководству проектов ПРООН/ГЭФ/Минприроды РФ «Сохранение биоразнообразия Алтае-Саянского экорегиона» и «Совершенствование системы и механизмов управления ООПТ в степном биоме России», без финансирования которых не состоялось бы большинство целевых экспедиций по изучению степного орла. Также хочется поблагодарить Иранский и Российский центры кольцевания, а также Dr. Abdulwadood Kakar (Пакистан), сообщивших о возвратах окольцованных нами степных орлов в 2014 и 2015 гг.

Литература

Барашкова А.Н. Встречи хищных птиц и сов в Восточной Монголии. – Пернатые хищники и их охрана. 2009. № 16. С. 180–183 [Barashkova A.N. Records of Birds of Prey and Owl in Eastern Mongolia. – Raptors Conservation. 2009. 16: 180–183.]. URL: <http://rrrcn.ru/ru/archives/19536> Дата обращения: 10.03.2016.

Важов С.В., Бахтин Р.Ф., Барашкова А.Н., Смеланский И.Э. К изучению степного орла в Алтайском крае, Россия. – Пернатые хищники и их охрана. 2013. № 27. С. 162–171 [Vazhov S.V., Bachtin R.F., Barashkova A.N., Smelansky I.E. On the Study of the Steppe Eagle in the Altai Kray, Russia. – Raptors Conservation. 2013. 27: 162–171.]. URL: <http://rrrcn.ru/ru/archives/21177> Дата обращения: 10.03.2016.

Важов С.В., Бахтин Р.Ф., Макаров А.В. Результаты мониторинга гнездовых группировок крупных пернатых хищников в предгорьях и низкогорьях Алтая в 2010 году, Алтайский край, Россия. – Пернатые хищники и их охрана. 2010а. № 19. С. 186–199 [Vazhov S.V., Bachtin R.F., Makarov A.V. Monitoring Results of Raptor Breeding Groups in the Foothills and Low Mountains of Altai in 2010, Altai Kray, Russia. – Raptors Conservation. 2010а. 19: 186–199]. URL: <http://rrrcn.ru/ru/archives/19343> Дата обращения: 10.03.2016.

Важов С.В., Бахтин Р.Ф., Макаров А.В., Карякин И.В., Митрофанов О.Б. Результаты мониторинга гнездовых группировок крупных пернатых хищников в Республике Алтай в 2010 году, Россия. – Пернатые хищники и их охрана. 2010. № 20б. С. 54–67 [Vazhov S.V., Bachtin R.F., Makarov A.V., Karyakin I.V., Mitrofanov O.B. Monitoring Results of Raptor Breeding Groups in the Republic of Altai in 2010, Russia. – Raptors Conservation. 2010б. 20: 54–67]. URL: <http://rrrcn.ru/ru/archives/19237> Дата обращения: 10.03.2016.

Губин Б.М. Птицы пустынь Казахстана. Алматы, 2015. 394 с. [Gubin B.M. Birds of deserts of Kazakhstan. Almaty, 2015: 1–394. (in Russian)].

Дементьев Г.П. Отряд хищные птицы: Accipitres или Falconiformes. – Птицы Советского Союза. Т. 1. М.: Сов. Наука, 1951. С. 70–341. [Dementiev G.P. Birds of prey: Accipitres or Falconiformes. – Birds of the Soviet Union. Vol. 1. Moscow, 1951: 70–341(in Russian)]. URL: <http://rrrcn.ru/ru/archives/14389> Дата обращения: 10.03.2016.

Зиневич Л.С., Шепетов Д.М., Сорокина С.Ю., Карякин И.В. Генетическое разнообразие популяций степного орла в условиях быстрого сокращения численности вида. – Материалы VII Международной конференции по изучению и охране хищных птиц Северной Евразии. Сочи, 2016 (в печати) [Zinevich L.S., Schepetov D.M., Sorokina S.Yu., Karyakin I.V. Genetic diversity of rapidly vanishing steppe eagle populations. – Proceedings of the VII International Conference on Birds of Prey and Owls of Northern Eurasia. Sochi, 2016 (in press).].

Изучение миграций орлов в Южной Сибири в 2014–2016 годах. – Российская сеть изучения и охраны пернатых хищников. 2016. URL: <http://rrrcn.ru/migration/eagles2014> Дата обращения: 10.03.2016.

Карякин И.В. Пернатые хищники (методические рекомендации по изучению соколообразных и совообразных). Нижний Новгород, 2004. 351 с. [Karyakin I.V. Raptors (methods on the study of birds of prey and owls). Nizhny Novgorod, 2004: 1–351. (in Russian)]. URL: <http://rrrcn.ru/ru/archives/11151> Дата обращения: 10.03.2016.

Карякин И.В. Кризис популяций степного орла в Туве. – Степной Бюллетень. 2006. № 20. С. 61–64 [Karyakin I.V. The crisis of the Steppe Eagle populations in Tuva. – Steppe Bulletin. 2006. 20: 61–64. (in Russian)]. URL: <http://savesteppe.org/ru/archives/2640> Дата обращения: 10.03.2016.

Карякин И.В. Динамика численности степного орла в Самарской области. – Эколого-географические исследования в Среднем Поволжье: Материалы научно-практической конференции по изучению и географии Среднего Поволжья. Казань, 2008. С. 143–147 [Karyakin I.V. Trends of the Steppe Eagle population in the Samara region. – Ecological and geographical research in the Middle Volga: Proceedings of scientifically-practical conference on the study of geography of the Middle Volga. Kazan, 2008: 143–147 (in Russian)].

Карякин И.В. О возможностях ГИС в оценке численности и прогнозировании размещения гнездящихся хищных птиц: апробация методик на примере анализа пространственного распределения могильника и беркута в Волго-Уральском регионе, Россия. – Пернатые хищники и их охрана. 2010. № 19. С. 97–135 [Karyakin I.V. Using GIS-Software for Estimation of Number and Forecasting the Distribution of Breeding Raptors: Approbation of Methods for Examples of Analysis of Distribution of the Imperial Eagle and Golden Eagle in the Volga-Ural Region, Russia. – Raptors Conservation. 2010. 19: 97–135]. URL: <http://rrrcn.ru/ru/archives/19332> Дата обращения: 10.03.2016.

Карякин И.В. Методические рекомендации по организации мониторинга популяций степного орла в России и Казахстане. Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2012. 89 с. [Karyakin I.V. Methods on the organization of monitoring of the Steppe Eagle populations in Russia and Kazakhstan. Novosibirsk, 2012: 1–89. (in Russian)]. URL: <http://rrrcn.ru/ru/archives/12822> Дата обращения: 10.03.2016.

Карякин И.В. Обзор современного статуса степного орла в мире и в России. – Пернатые хищники и их охрана. 2013. № 26. С. 22–43 [Karyakin I.V. Review of the Modern Population Status of the Steppe Eagle in the World and in Russia. – Raptors Conservation. 2013. 26: 22–43.]. URL: <http://rrcn.ru/archives/19580> Дата обращения: 10.03.2016.

Карякин И.В. Повышен глобальный природоохранный статус степного орла. — Пернатые хищники и их охрана. 2015. № 30. С. 21–30. DOI: 10.19074/1814-8654-2015-30-21-30 [Karyakin I.V. The Steppe Eagle Global Conservation Status Was Raised. – Raptors Conservation. 2015. 30: 21–30. DOI: 10.19074/1814-8654-2015-30-21-30]. URL: <http://rrcn.ru/archives/25956> Дата обращения: 10.03.2016.

Карякин И.В., Бекмансуров Р.Х., Бабушкин М.В., Вазов С.В., Бахтин Р.Ф., Николенько Э.Г., Шнайдер Е.П., Пименов В.Н. Результаты работы Центра кольцевания хищных птиц Российской сети изучения и охраны пернатых хищников в 2014 году. – Пернатые хищники и их охрана. 2015а. № 30. С. 31–61. DOI: 10.19074/1814-8654-2015-30-31-61 [Karyakin I.V., Bekmansurov R.H., Babushkin M.V., Vazhov S.V., Bachtin R.F., Nikolenko E.G., Shnayder E.P., Pimenov V.N. Results of work of the Raptor Ringing Center of the Russian Raptor Research and Conservation Network in 2014. – Raptors Conservation. 2015a. 30: 31–61. DOI: 10.19074/1814-8654-2015-30-31-61]. URL: <http://rrcn.ru/archives/25960> Дата обращения: 10.03.2016.

Карякин И., Бекмансуров Р., Зиневич Л. Получены доказательства присутствия степных орлов разных подвигов на одних и тех же зимовках. – Российская сеть изучения и охраны пернатых хищников. 2015b. [Karyakin I., Bekmansurov R., Zinevich L. Obtained evidence of the presence of the Steppe Eagles different subspecies on the same wintering places. – Russian Raptor Research and Conservation Network. 2015b]. URL: <http://rrcn.ru/archives/24806> Дата обращения: 10.03.2016.

Карякин И.В., Коваленко А.В., Барабашин Т.О., Корепов М.В. Крупные хищные птицы бассейна Сарысу. – Пернатые хищники и их охрана. 2008. № 13. С. 48–87 [Karyakin I.V., Kovalenko A.V., Barabashin T.O., Korepov M.V. The Large Birds of Prey of the Sarysu River Basin. – Raptors Conservation. 2008. 13: 48–87]. URL: http://docs.sibecocenter.ru/programs/raptors/RC13/RC_13_2008_Karyakin_48_87.pdf Дата обращения: 10.03.2016.

Карякин И.В., Коваленко А.В., Барашкова А.Н. Мониторинг гнездовых группировок степного орла в трансграничной зоне России и Казахстана в 2012 году. – Пернатые хищники и их охрана. 2013. № 26. С. 61–83. [Karyakin I.V., Kovalenko A.V., Barashkova A.N. Monitoring of the Steppe Eagle Populations in the Trans-Border Zone of Russia and Kazakhstan in 2012. – Raptors Conservation. 2013. 26: 61–83]. URL: <http://rrcn.ru/archives/19591> Дата обращения: 10.03.2016.

Карякин И.В., Коваленко А.В., Левин А.С., Паженов А.С. Орлы Арало-Каспийского региона, Казахстан. – Пернатые хищники и их охрана. 2011. № 22. С. 92–152 [Karyakin I.V., Ko-

valenko A.V., Levin A.S., Pazhenkov A.S. Eagles of the Aral-Caspian Region, Kazakhstan – Raptors Conservation. 2011. 22: 92–152.]. URL: <http://rrcn.ru/archives/12738> Дата обращения: 10.03.2016.

Карякин И.В., Николенько Э.Г., Барашкова А.Н. Крупные пернатые хищники степных котловин Байкальского региона, Россия. – Пернатые хищники и их охрана. 2006. № 7. С. 21–45 [Karyakin I.V., Nikolenko E.G., Barashkova A.N. Large birds of prey of steppe depressions in the Baikal region, Russia. – Raptors Conservation. 2006. 7: 21–45]. URL: http://docs.sibecocenter.ru/programs/raptors/RC07/raptors_conservation_2006_7_pages_21_45.pdf Дата обращения: 10.03.2016.

Карякин И.В., Николенько Э.Г., Барашкова А.Н. Орлы Даурии, Россия. – Пернатые хищники и их охрана. 2012. № 25. С. 97–114 [Karyakin I.V., Nikolenko E.G., Barashkova A.N. The Eagles in Dauria, Russia. – Raptors Conservation. 2012. 25: 97–114.]. URL: <http://rrcn.ru/archives/19116> Дата обращения: 10.03.2016.

Карякин И.В., Новикова Л.М. Степной орёл и инфраструктура ЛЭП в Западном Казахстане. Есть ли перспектива сосуществования? – Пернатые хищники и их охрана. 2006. № 6. С. 48–57 [Karyakin I.V., Novikova L.M. The Steppe Eagle and power lines in Western Kazakhstan. Is coexistence have any chance? – Raptors Conservation. 2006. 6: 48–57]. URL: http://docs.sibecocenter.ru/programs/raptors/RC06/raptors_conservation_2006_6_pages_48_57.pdf Дата обращения: 10.03.2016.

Карякин И.В., Паженов А.С. Хищные птицы Самарской области. Книга-фотоальбом. Самара, 2008. 66 с. [Karyakin I.V., Pazhenkov A.S. Raptors of the Samara region. Books-photoalbum. Samara, 2008: 1–66]. URL: <http://rrcn.ru/archives/4507> Дата обращения: 10.03.2016.

Карякин И.В., Паженов А.С., Коваленко А.В., Коржев Д.А., Новикова Л.М. Крупные пернатые хищники Мугоджар, Казахстан. – Пернатые хищники и их охрана. 2007. № 8. С. 53–65 [Karyakin I.V., Pazhenkov A.S., Kovalenko A.V., Korzhev D.A., Novikova L.M. Large raptors in the Mugdzhar Mountains, Kazakhstan. – Raptors Conservation. 2007. 8: 53–65]. URL: http://docs.sibecocenter.ru/programs/raptors/RC08/raptors_conservation_2007_8_pages_53_65.pdf Дата обращения: 10.03.2016.

Карякин И.В., Смелянский И.Э., Бакка С.В., Грабовский М.А., Рыбенко А.В., Егорова А.В. Крупные пернатые хищники Алтайского края. – Пернатые хищники и их охрана. 2005. №3. С. 28–51 [Karyakin I.V., Smelansky I.E., Bakka S.V., Grabovsky M.A., Rybenko A.V., Egorova A.V. The Raptors in the Altai Kray. – Raptors Conservation. 2005. 3: 28–51]. URL: http://docs.sibecocenter.ru/programs/raptors/RC03/raptors_conservation_2005_3_pages_28_51.pdf Дата обращения: 10.03.2016.

МаМин Р., Жао К. Распространение и экология степного орла в Китае. – Пернатые хищники и их охрана. 2013. № 27. С. 172–179. [MaMing R., Zhao X.M. Distribution Patterns and Ecology of the Steppe Eagle in China. – Raptors Conservation. 2013. 27: 172–179.] URL: <http://>

rrcn.ru/ru/archives/21186 Дата обращения: 10.03.2016.

Меджидов Р.А., Музаев В.М., Бадмаев В.Б. О состоянии популяции степного орла в Калмыкии. – Степной бюллетень. 2011. № 32. С. 33–37 [Medzhidov R.A., Muzaev V.M., Badmaev V.B. On the state of the Steppe Eagle population in Kalmykia. – Steppe Bulletin. 2011. 32: 33–37.]. URL: <http://savesteppe.org/ru/archives/6215> Дата обращения: 10.03.2016.

Музаев В.М., Эрденов Г.И. Материалы по численности и биологии размножения степного орла (*Aquila nipalensis*) на северо-востоке Калмыкии. – Орлы Палеарктики: изучение и охрана – тезисы международной научно-практической конференции, Елабуга (Татарстан, Россия), 20–23 сентября 2013 г. / ред. А.А. Каюмов, И.В. Карякин, Э.Г. Николенко, Е.П. Шнайдер. – Елабуга, 2013. С. 40. [Muzaev V.M., Erdnenov G.I. Materials on the Numbers and Breeding Biology of the Steppe Eagle *Aquila nipalensis* in the North-East of Kalmykia. – Eagles of Palearctic: Study and Conservation – Abstracts of the International Scientific and Practical Conference, Elabuga, Tatarstan Republic, Russia, 20–23 September 2013 / Eds. A.A. Kayumov, I.V. Karyakin, E.G. Nikolenko, E.P. Shnayder. Elabuga, 2013: 40]. URL: <http://rrcn.ru/ru/archives/19978> Дата обращения: 10.03.2016.

Николенко Э.Г., Карякин И.В. Орлы Алтае-Саянского региона: распространение, численность, угрозы, тенденции. – Пернатые хищники и их охрана. 2013. № 27. С. 221–234 [Nikolenko E.G., Karyakin I.V. Eagles in the Altai-Sayan Region: Distribution, Numbers, Threats, and Trends. – Raptors Conservation. 2013. 27: 221–234]. URL: <http://rrcn.ru/ru/archives/21221> Дата обращения: 10.03.2016.

Пименов В.Н. Степной орёл (*Aquila nipalensis*) в полупустынном Заволжье. – Орлы Палеарктики: изучение и охрана – тезисы международной научно-практической конференции, Елабуга (Татарстан, Россия), 20–23 сентября 2013 г. / ред. А.А. Каюмов, И.В. Карякин, Э.Г. Николенко, Е.П. Шнайдер. – Елабуга, 2013. С. 39. [Pimenov V.N. The Steppe Eagle *Aquila nipalensis* in Semi-Arid Trans-Volga Region. – Eagles of Palearctic: Study and Conservation – Abstracts of the International Scientific and Practical Conference, Elabuga, Tatarstan Republic, Russia, 20–23 September 2013 / Eds. A.A. Kayumov, I.V. Karyakin, E.G. Nikolenko, E.P. Shnayder. Elabuga, 2013: 39]. URL: <http://rrcn.ru/ru/archives/19978> Дата обращения: 10.03.2016.

Смелянский И.Э., Барашкова А.Н., Томиленко А.А., Берёзовиков Н.Н. Пернатые хищники предгорий Калбинского Алтая, Казахстан. – Пернатые хищники и их охрана. 2006. № 7. С. 46–55. [Smelansky I.E., Barashkova A.N., Tomilenko A.A., Berezovikov N.N. Raptors of the foothills of Kalbinsky Altai, Kazakhstan. – Raptors Conservation 2006, 7: 46–55]. URL: http://docs.sibecocenter.ru/programs/raptors/RC07/raptors_conservation_2006_7_pages_46_55.pdf Дата обращения: 10.03.2016.

Смелянский И.Э., Барашкова А.Н., Томиленко А.А., Рыжков Д.В., Аментьев А.Г. Не-

которые находки пернатых хищников в степях Восточного Казахстана в 2007 г. – Пернатые хищники и их охрана. 2008. № 12. С. 69–78. [Smelansky I.E., Barashkova A.N., Tomilenko A.A., Ryzhkov D.V., Akentiev A.G. Several Raptors Records in the Steppes of East Kazakhstan in 2007. – Raptors Conservation 2008, 12: 69–78]. URL: <http://rrcn.ru/ru/archives/24974> Дата обращения: 10.03.2016.

Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны СССР. Москва «Наука», 1990. 727 с. [Stepanyan L.S. Conspectus of the ornithological fauna of the USSR. Moscow, 1990: 727 (in Russian)].

Ashpole, J., Burfield, I., Ieronymidou, C., Pople, R., Wheatley, H. & Wright, L. *Aquila nipalensis* – Hodgson, 1833. – BirdLife International. 2014. URL: http://www.birdlife.org/datazone/userfiles/file/Species/erlob/summarypdfs/22696038_aquila_nipalensis.pdf Date accessed: 10/03/2016.

Bold A., Boldbaatar Sh. Steppe Eagle *Aquila nipalensis*. – Scientific Proceedings of the National University of Mongolia. Biology. 1999. 9 (146). P. 103–122. (in Mongolian).

Butchart, S., Ekstrom, J., Harding, M., Khwaja, N., Symes, A., Ashpole, J., Wright, L., Pople, R., Burfield, I., Ieronymidou, C. & Wheatley, H. Steppe Eagle *Aquila nipalensis*. – BirdLife International. 2015. URL: <http://www.birdlife.org/datazone/species/factsheet/22696038> Date accessed: 10/03/2016.

BirdLife International. European Red List of Birds. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities. 2015. DOI: 10.2779/975810 URL: <http://www.birdlife.org/sites/default/files/attachments/RedList%20-%20BirdLife%20publication%20WEB.pdf> Date accessed: 10/03/2016.

Cabanis J. Footnote. – Journal Orn. 1854. 2: 369.

Clark W.S. Ageing Steppe Eagles. – Birding World. 1996. 9: 269–274.

Clark W.S. A field guide to the raptors of Europe, North Africa, and the Middle East. Oxford Univ. Press, 1999.

Clark W.S. Steppe Eagle *Aquila nipalensis* is monotypic. – Bulletin of the British Ornithologists' Club. 2005. 125 (2): 149–153. URL: <http://www.globalraptors.org/grin/researchers/uploads/155/semono.pdf> Date accessed: 10/03/2016.

Hartert E. Die Vogel der palaarktischen Fauna. Bd. 2. Friedlander und Sohn, Berlin, 1913. (Rep.)

Horvath M.B., Martinez-Cruz B., Negro J.J., Kalmar L., Godoy J.A. An overlooked DNA source for non-invasive genetic analysis in birds. – Journal of Avian Biology. 2005. 36 (1): 84–88.

Kirwan G.M., Boyle K.A., Castell P., Demirci B., Ozen M., Welch H., Marlow T. The Birds of Turkey. London, 2008: 1–512.

Stubbe M., Stubbe A., Batsajchan N., Gombobaatar S., Stenzel T., von Wehrden H., Boldbaatar Sh., Nyambayar B., Samjaa R., Cevenmjadag N., Bold A. Grid mapping and breeding ecology of raptors in Mongolia. – Exploration into the Biological Resources of Mongolia. 2010. 11: 23–175.