

ISSN 0869-4362

**Русский
орнитологический
журнал**

**2016
XXV**



**ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
1250
EXPRESS-ISSUE**

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издается с 1992 года

Т о м Х Х V

Экспресс-выпуск • Express-issue

2016 № 1250

СОДЕРЖАНИЕ

- 561-573 Мышечное сокращение: новый взгляд на старую проблему.
В. Г. БОРХВАРДТ
- 574-579 Синяя птица *Myophonus caeruleus* – новый гнездящийся вид
города Алматы. А. Б. ЖДАНКО
- 580-581 О таксономическом положении длиннохвостой неясыти
Strix uralensis с острова Сахалин. Я. А. РЕДЬКИН
- 581-582 Зелёные растения в гнёздах скворца *Sturnus vulgaris*:
украшение или противопаразитарное средство.
Е. И. ТРУФАНОВА, А. Д. НУМЕРОВ
- 583-584 Нахождение майны *Acridotheres tristis* в Караганде.
Н. Н. БЕРЕЗОВИКОВ
- 584-585 Авифаунистические находки в Узбекистане в начале
XXI века. Е. Н. ЛАНОВЕНКО, А. К. ФИЛАТОВ,
Э. ШЕРНАЗАРОВ, Н. АЗИМОВ
-

Редактор и издатель А. В. Бардин

Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XXV
Express-issue

2016 № 1250

CONTENTS

- 561-573 Muscular contraction: a new perspective on an old problem.
V. G. BORKHVARDT
- 574-579 The blue whistling thrush *Myophonus caeruleus* – a new
breeding species of Almaty city. A. B. ZHDANKO
- 580-581 On taxonomy of the Ural owl *Strix uralensis*
from the Sakhalin. Ya. A. RED'KIN
- 581-582 Green plants in nests of the common starling
Sturnus vulgaris: ornament or anti-parasitic measure.
E. I. TRUFANOVA, A. D. NUMEROV
- 583-584 Finding the common myna *Acridotheres tristis* in Karaganda.
N. N. BEREZOVIKOV
- 584-585 Avifaunistic finds in Uzbekistan at the beginning
of the XXI century. E. N. LANOVENKO,
A. K. FILATOV, E. SHERNAZAROV,
N. AZIMOV
-

A. V. Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
St.-Petersburg University
St.-Petersburg 199034 Russia

Мышечное сокращение: новый взгляд на старую проблему

В.Г.Борхвардт

Валентин Германович Борхвардт. Кафедра зоологии позвоночных, биологический факультет, Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская набережная, 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия. E-mail: v.borchvardt@spbu.ru; borkhvardt@mail.ru

Поступила в редакцию 9 февраля 2016

Теорию мышечного сокращения разрабатывали в основном на примере поперечнополосатого мускульного волокна, которое показывает очень строгую внутреннюю организацию. Сократительной единицей здесь является саркомер. Он представляет собой трёхмерную решётку, составленную толстыми миозиновыми и тонкими актиновыми филаментами, тянущимися параллельно друг другу. Переднюю и заднюю стенки саркомера образуют Z-диски, на которых крепятся актиновые миофиламенты соседних саркомеров (рис. 1).

Сократительный процесс уже давно связывали с актином и миозином – основными белками мышц. Первоначально полагали, что укорачиваются сами миофиламенты, позднее выяснилось, что они при работе мышцы своей длины не меняют. Возникшая в середине XX века модель скользящих нитей постулировала, что сокращение есть результат взаимодействия актиновых и миозиновых филаментов. Моторами, превращающими химическую энергию в механическую, были признаны головки миозиновых молекул. Эти головки в виде поперечных мостиков протягиваются к актиновым филаментам и периодически присоединяются и отсоединяются от них в ходе сокращения. Присоединившись, поперечные мостики поворачиваются и тянут актиновые нити к середине саркомера. За нитями следуют Z-диски, саркомер укорачивается. Работа поперечных мостиков осуществляется за счёт конформационных изменений миозиновых головок, связанных с фосфорилированием АДФ и дефосфорилированием АТФ (Rayment *et al.* 1993а,б).

Модель скользящих нитей, которую будем называть также моделью поперечных мостиков или моделью молекулярных моторов (рис. 2), быстро заняла доминирующее положение в представлениях о мышечном сокращении. «In 1972 the field of actomyosin interactions was summarized in a conference at Cold Spring Harbor... After this meeting many participants thought that the problem of muscle contraction was solved “in principle”» (Cooke 2004, p. 643). Однако окончательное решение так и не пришло, сетования на несовершенство знаний о природе мышечного сокращения не прерываются. Особенно любопытны высказыва-

ния основателей теории скользящих нитей, оценивших её состояние по прошествии полувека. В словах Н.Е.Хукли (2004, р. 1413) преобладает оптимизм: «...I really do believe that, altogether, there is now incontrovertible evidence for the correctness of the tilting lever-arm model, although of course many important details still remain to be worked out». А.Ф.Хукли (2000, р. 1194) делает акцент на трудностях теории: «The preceding paragraph mentions three recent observations that have not yet been incorporated into current theory, but there are many other unanswered questions that have been with us for many years». И добавляет: «Apart from these recognized uncertainties, there is always the possibility that something *totally unexpected* [курсив мой – В.Б.] will turn up, as happened with the disproof of the lactic acid theory and the discovery of sliding filaments».

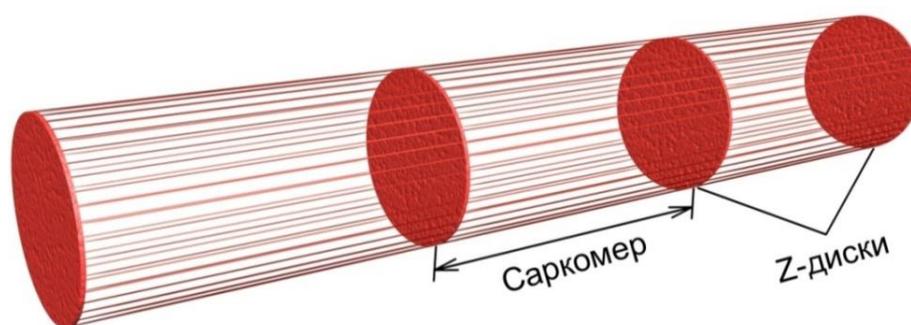


Рис. 1. Схема строения миофибриллы.

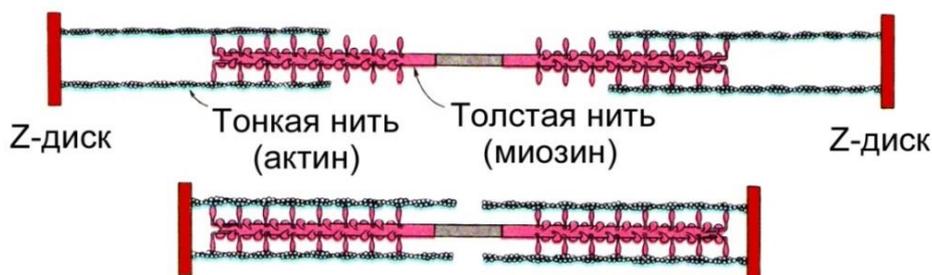


Рис. 2. Схема взаимодействия толстого и тонкого миофиламентов при сокращении поперечнополосатого мускульного волокна.

В применении к гладким мышцам модель скользящих нитей встречает гораздо больше преград. Структурно гладкие мускульные клетки сходны с поперечнополосатыми волокнами лишь тем, что содержат много актиновых и миозиновых филаментов, и лежат эти филаменты параллельно длинной оси клеток. Однако правильной организации они не показывают (Tyreman, Molloy 2003), «...the sarcomeric structure akin to that in striated muscle, which allows the sliding of contractile filaments to be translated into cell shortening has yet to be elucidated» (Herrera *et al.* 2005, р. 2381). Скольжения филаментов относительно друг друга в гладких мускульных клетках не наблюдали. Не наблюдали и закономерного продольного смещения так называемых плотных

тел – предполагаемых аналогов Z-дисков саркомеров. Относительную протяжённость миозиновых и актиновых филаментов, характер их размещения, способ работы поперечных мостиков оценивают по-разному (см. Kargacin *et al.* 1989; Small *et al.* 1990; Xu *et al.* 1996; Herrera *et al.* 2005). В целом, обсуждая организацию сократительного аппарата гладких мышц, признают, что «the intracellular organization of contractile filaments ... is still poorly understood» (Kuo, Seow 2004, p. 1503).

Среди структурных и функциональных различий гладких и поперечнополосатых мышц некоторые привлекают особое внимание. Гладкая мускульная клетка содержит относительно намного меньше миозина и, соответственно, миозиновых головок, чем поперечнополосатое волокно; разница может быть пятикратная (Иванов 1950; Murphy *et al.* 1974; Dillon, Murphy 1982; Warshaw *et al.* 1987). Несмотря на это, гладкая мышца порой развивает, на единицу сечения, такую же или даже бóльшую силу, чем поперечнополосатая (Murphy *et al.* 1974; Dillon, Murphy 1982).

Ещё одно различие гладких и поперечнополосатых мышц касается их способности к укорочению. Поперечнополосатые мышцы позвоночных животных в норме укорачиваются на 25-60%, поперечнополосатые мышцы насекомых – значительно меньше (Edwards *et al.* 1956). Гладкие мускульные клетки позвоночных укорачиваются в четыре (вычислено мною по: Fay, Delise 1973, fig. 1) и даже в пять (Draeger *et al.* 1990) раз. Структурная основа способности к такому масштабному укорочению мало понятна (Xu *et al.* 1996).

Самым удивительным свойством гладких мышц является то, что они тратят на свою работу очень мало энергии. При тоническом напряжении гладкой мышцы расход химической энергии оказывается в десятки и даже сотни (300-400) раз меньшим, чем при тетаническом сокращении скелетной мышцы той же силы; величина энергопотребления не коррелирует прямо с силой тонуса, а напряжённая мышца практически не утомляется (Иванов 1950; Glück, Paul 1977; Siegman *et al.* 1980; Somlyo, Somlyo 1994). Внутренний сфинктер ануса человека, например, почти всё время находится в состоянии максимального сокращения, расслабляясь только на время прохождения каловых масс.

После всего сказанного мнение, что «Smooth muscle exhibits biophysical characteristics and physiological behaviors that are not readily explained by present paradigms of cytoskeletal and cross-bridge mechanics» (Gunst, Fredberg 2003, p. 413), кажется слишком мягким. Мало того, в работе как гладких, так и поперечнополосатых мышц есть особенность, которая все мышцы ставит в конфронтацию с теорией поперечных мостиков.

Если силу мышцы создают молекулярные моторы, то величина силы должна быть прямо пропорциональна числу этих моторов, а зна-

чит – размерам мышцы, её толщине и длине. В действительности величина силы с длиной мышцы не связана, т.е. от числа молекулярных моторов не зависит. Величина силы коррелирует лишь с толщиной мышцы. Говоря точнее, она прямо пропорциональна площади физиологического сечения мышцы, проходящего перпендикулярно длинной оси мускульных волокон или гладких мускульных клеток. Силу мышц рассчитывают как раз на единицу площади такого сечения, например, кг-сила/см². Эти факты не просто вступают в противоречие с теорией молекулярных моторов, но по существу отвергают её, т.е. отвергают всю современную теорию мышечного сокращения. В то же время они указывают новый путь к решению проблемы. «Biological forces from muscle are proportional to the cross-section of the muscle, and scale as $[s^2]$. Pneumatic and hydraulic forces are caused by pressures (P) and also scale as $[s^2]$ » (Trimmer 1989, p. 274). Как видим, этот путь ведёт в зону действия гидростатических сил. Ряд особенностей в поведении гладких мускульных клеток показывают, что они в своей работе вполне могли бы использовать гидростатический механизм.

Сокращаясь изотонически в условиях эксперимента, гладкие мышечные клетки уменьшают свой объём (примерно на 20% – в опытах Fay, Delise 1973). Понятно, что это может происходить только за счёт потери воды. Kargacin, Fay (1987) думали, что вода вытесняется механически при сокращении клетки. Ранее мною уже было высказано скептическое отношение к идее механического вытеснения при обсуждении разных впячиваний (Борхвардт 2016). В случае с гладкими мышечными клетками есть возможность протестировать гипотезу данными следующего эксперимента. При изометрическом (не меняющем длину) сокращении гладких мускульных клеток происходило уменьшение их поперечного сечения (Gillis *et al.* 1988), а, значит, объёма и водного содержания. Сокращение актомиозинового комплекса не могло быть этому причиной, так как миофиламенты гладких мускульных клеток тянутся вдоль их длинной оси, а не поперёк, и авторы это специально подтвердили. Остаётся принять, что по крайней мере в этом случае клетки уменьшали объём за счёт активного выведения воды осмотическим путём.

Расслабляясь после сокращения, гладкие мышечные клетки возвращают прежнюю длину и объём (Fay, Delise 1973; Ives *et al.* 1978). Одно из объяснений этого феномена состоит в том, что при сокращении клетки какие-то структуры внутри неё сжимаются, а когда активное сократительное действие прекращается, накопленные силы раздвигают концы клетки (Warshaw *et al.* 1987); как устроена такая «пружина», авторы не сказали. Теоретически можно говорить о расталкивании концов клетки актиновыми волокнами. Такое объяснение приводят в отношении неммышечных клеток (см.: Борхвардт 2016), но в данном

случае оно представляется ещё менее вероятным хотя бы потому, что актиновые волокна как раз при релаксации распадаются (см.: Gunst, Fredberg 2003). Главное же заключается в том, что клетки, расслабляясь и удлиняясь, восстанавливают объём, а это может происходить только за счёт возвращения воды, покинувшей их при сокращении. Kargacin, Fay (1987) решили, что увеличение гладкой мускульной клетки при релаксации происходит за счёт осмотического поглощения воды, и это объяснение кажется единственно возможным.

Итак, практически не вызывает сомнений, что гладкие мускульные клетки активно выводят и вводят воду, уменьшают или увеличивают этим объём цитоплазмы и внутреннее давление и, по крайней мере частично, используют эти процессы для укорочения (сокращения) или удлинения своего тела. По существу гладкие мускульные клетки совершают действия, которые в применении к немышечным клеткам получили названия «регуляторное уменьшение объёма» (RVD) и «регуляторное увеличение объёма» (RVI). Как и другие клетки, мускульные клетки пульсируют, только эта пульсация оказывается намного масштабнее, и здесь её фазы мы именуем сокращением и расслаблением.

Принятие гидростатического механизма сокращения гладких мышечных клеток легко объясняет перечисленные выше особенности их работы, прежде всего – малую энергоёмкость сократительного процесса и неустойчивость мышц. При сокращении клетка тратит энергию лишь на выведение воды (создание осмотического градиента), а механическую работу выполняет давление внешней среды. Потеряв часть воды и сократившись, мускульная клетка переходит в новое состояние, в котором её поддерживает всё то же внешнее давление. Сокращённое состояние принципиально ничем не отличается от расслабленного, и энергии для его сохранения требуется ничуть не больше. Некоторым подобием сократившейся гладкой мускульной клетки могут служить знаменитые магдебургские полушария, поддерживаемые в сомкнутом состоянии атмосферным давлением.

Весьма существенно, что гидростатическая модель работы гладкой мускульной клетки может опереться на примеры хорошо известных моторов, в частности на пример промышленных двигателей. Именно за счёт разницы внутреннего (в закрытой камере) и наружного давлений совершается рабочий ход поршня в паровой машине и двигателе внутреннего сгорания. Среди промышленных моторов особенно примечательны первые в истории паровые машины, созданные в конце XVII – начале XVIII веков. Они работали не просто по принципу разницы давлений, но именно так, как это предусматривает новая гипотеза работы гладких мускульных клеток. Поршень этих машин совершал рабочий ход под действием наружного (атмосферного) давления, когда после конденсации пара при его охлаждении в цилиндре созда-

валось разреженное пространство. Эти двигатели так и называют – атмосферными паровыми машинами.

Особенно важно, что гидростатический механизм используют и живые машины, а именно растительные клетки, приводящие в движение части целого организма. В эволюции растений «...всё в большей степени развивается способность к обратимым движениям на основе *изменяющегося тургорного давления* [курсив мой – В.Б.]. Такой механизм возник при формировании устьиц уже у первых высших наземных растений. Затем медленные тургорные движения (настии) начинают использоваться для движения листьев, закрывания и открывания цветков. Наконец, появляются быстрые обратимые тургорные движения – сеймонастии» (Полевой, Саламатова 1985, с. 191). Примером развитого двигательного аппарата растений может служить система специализированных образований – подушечек, – обеспечивающая ритмичное складывание и расправление сложных листьев бобовых. Подушечки расположены в сочленениях между стеблем и черешком, между черешком и пластинкой листа и между листочками. Они содержат моторные клетки, которые, меняя своё тургорное давление (объём), вызывают движение всего листа или листочков. Быстрые тургорные движения (сеймонастии), как и мышечные сокращения, запускаются потенциалом действия (Полевой, Саламатова 1985). При описании двигательных растительных клеток даже используют специальные термины, принятые для обозначения мышц, – «сгибатели» и «разгибатели». Если бы не убеждение в том, что растительная и животная клетка в механическом плане «разделены пропастью», исследователи мышечного сокращения могли бы давно обратить внимание на сокращения растительных клеток.

Разница давлений определяет движение масс и во многих других процессах, как природных, так и созданных человеком. Высокое давление выбрасывает снаряды из стволов орудий, лаву вулканов, воду и пар гейзеров; разница давлений создаёт подъёмную силу летящего самолёта или плывущей акулы; ветры и морские течения в большой степени рождаются разницей давления в соседних частях воздушного или водного океанов. Можно констатировать, что, наряду с тяготением, именно разница давлений является важнейшим первичным фактором, вызывающим прямолинейные перемещения масс в неорганической природе и в индустриальных моторах, работающих на химическом топливе. В эту схему легко укладываются все рассмотренные мною преобразования живых полостных тел (Борхвардт 2016), к ним можно присоединить и сокращение гладких мускульных клеток.

Поперечнополосатые мышцы сходны с гладкими в том, что величина развиваемой ими силы прямо пропорциональна их поперечному (физиологическому) сечению. Естественно ожидать, что способ выра-

ботки силы тоже одинаков. Между тем, по строению сократительных единиц мышцы существенно различаются. Гладкая мускульная клетка является замкнутым полостным телом, саркомер же представляет собой открытую трёхмерную решётку. Условием действия гидростатического механизма является наличие разницы давлений между полостью живого тела и окружающей средой. Может ли давление внутри открытого саркомера отличаться от давления в окружающей его саркоплазме? В принципе – да, разница давлений в открытых средах вполне обычна, например, между соседними участками атмосферы. Специфика замкнутых живых полостных тел состоит не в том, что их внутреннее давление может отличаться от наружного, а в том, что они эту разницу активно создают и поддерживают. Клетки, в том числе и мускульные, делают это, перемещая воду через полупроницаемую мембрану по осмотическому градиенту. При сокращении мышечной клетки вода из неё уходит. Из саркомеров в норме она тоже уходит (Carlsen *et al.* 1961), и, можно думать, тем же путём.

В эксперименте обмен водой между саркомерами и окружающей их средой наблюдали не раз. Частично или полностью демембранизированное (вскрытое) мышечное волокно, помещённое в релаксационный раствор сразу после разрушения сарколеммы, набирало воду и набухало (Matsubara, Elliott 1972; Gordon *et al.* 1973). При этом происходило увеличение расстояния между миофиламентами, саркомеры утолщались (Godt, Maughan 1977; Goldman, Simmons 1986). После перевода волокон в гипертонический раствор они сжимались и принимали прежний вид. Осмотический градиент периодически возникает и при сокращении природных волокон. Как и в гладких мышцах, процесс их сокращения и расслабления коррелирует с колебаниями концентрации саркоплазматического Ca^{2+} . Когда кальций выходит из цистерн саркоплазматического ретикулума в цитоплазму, омывающую миофибриллы, он увеличивает её тоничность. Это создаёт осмотический градиент между миофибриллами и окружающей саркоплазмой, по которому вода могла бы покидать саркомеры. Могла бы, если бы не одно обстоятельство.

Описывая только что опыты с демембранизированными мышечными волокнами, я умолчал о том, чем определялась гипертоничность культурального раствора. А определялась она крупными молекулами (например, декстрана), не способными проходить между миофиламентами и проникать в саркомер. Но ионы кальция – это не крупные молекулы декстрана. Они могут легко диффундировать в филаментозную решётку и быстро ликвидировать осмотический градиент. Рассчитано, что концентрация ионов внутри и снаружи тонкой (диаметром 1-3 мкм) миофибриллы уравнивается менее чем за миллисекунду (Telley, Denoth 2007). Успеет ли вода покинуть саркомеры до того, как ионы кальция

туда проникнут? Теоретически существует способ воспрепятствовать проникновению ионов кальция в саркомеры. Такой преградой мог бы стать суммарный положительный заряд филаментозной решётки. Вообще этот заряд изменчив, его знак зависит, например, от величины рН. При рН, равном 5, заряд нейтрален; при повышении рН он становится отрицательным; при его понижении – положительным (Elliott 1973; Godt 1981; Naylor *et al.* 1985; Millman 1998; Regini, Elliott 2001). Возможно, что электростатические характеристики толстых и тонких нитей зависят также от наличия свободной АТФ. Во всяком случае, миофиламенты мышечных волокон, помещённых в релаксационный (АТФ присутствует) и в ригорный (АТФ отсутствует) растворы, несли разные заряды (Bartels, Elliott 1985).

В свете сказанного возможный «гидравлический» сценарий сокращения саркомера поперечнополосатого мышечного волокна мог бы выглядеть так (рис. 3). Ионы кальция выходят из саркоплазматического ретикулума в экстрафибриллярную саркоплазму и повышают её тоничность – суммарный электрический заряд саркомера становится положительным (возможно, в результате превращений нуклеотидов) – из-за этого Ca^{2+} не диффундирует в саркомеры, и вода выходит оттуда по осмотическому градиенту – в саркомере создаётся пониженное давление – наличие одноимённых (положительных) электрических зарядов на миозиновых и актиновых нитях не позволяет им сближаться – Z-диски двигаются в зону пониженного давления, саркомер укорачивается.

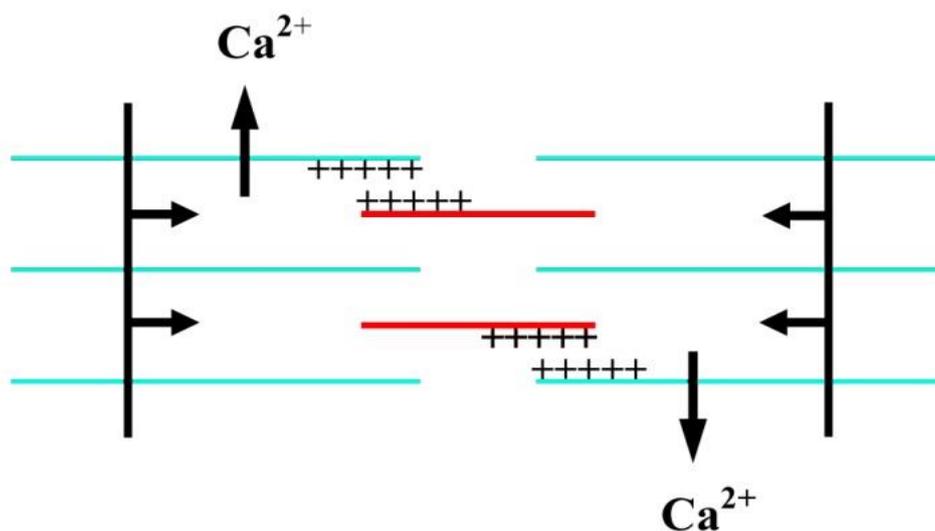


Рис. 3. Механизм укорочения саркомера поперечнополосатого волокна в графическом изображении.

Ионы кальция (Ca^{2+}) выходят из саркоплазматического ретикулума в саркоплазму и повышают её тоничность. Суммарный электрический заряд филаментозной решётки становится положительным. Из-за этого ионы кальция не диффундируют в саркомеры и вода выходит оттуда по осмотическому градиенту (вертикальные стрелки).

В саркомере создаётся пониженное давление. Наличие одноимённых (положительных) электрических зарядов на миозиновых и актиновых нитях (+++++) не позволяет им сближаться.

Z-диски двигаются (горизонтальные стрелки) в зону пониженного давления.

Голубые горизонтальные линии – актиновые филаменты; красные горизонтальные линии – миозиновые филаменты; вертикальные линии – Z-диски.

Итак, сокращение саркомеров и гладких мускульных клеток есть в буквальном смысле сдавливание их наружной массой. Такое сдавливание происходит после того, как из саркомеров или клеток уходит вода и давление в них становится меньше наружного. Согласившись с тем, что причиной сокращения является уход воды из сократительных единиц, мы легче поймём ещё одно различие в работе поперечнополосатых и гладких мышц, а именно тот факт, что сокращение первых происходит значительно быстрее, чем вторых. Ясно, что из открытой трёхмерной решётки саркомера воде выйти гораздо легче, чем сквозь полупроницаемую мембрану целой клетки. Однако и препятствовать её возвращению в саркомер труднее. Для этого, кроме прочего, надо всё время поддерживать положительный электрический заряд филаментозной решетки. Эти энергетические затраты поперечнополосатым мышцам приходится нести как плату за скорость. Потому они и утомляются так быстро.

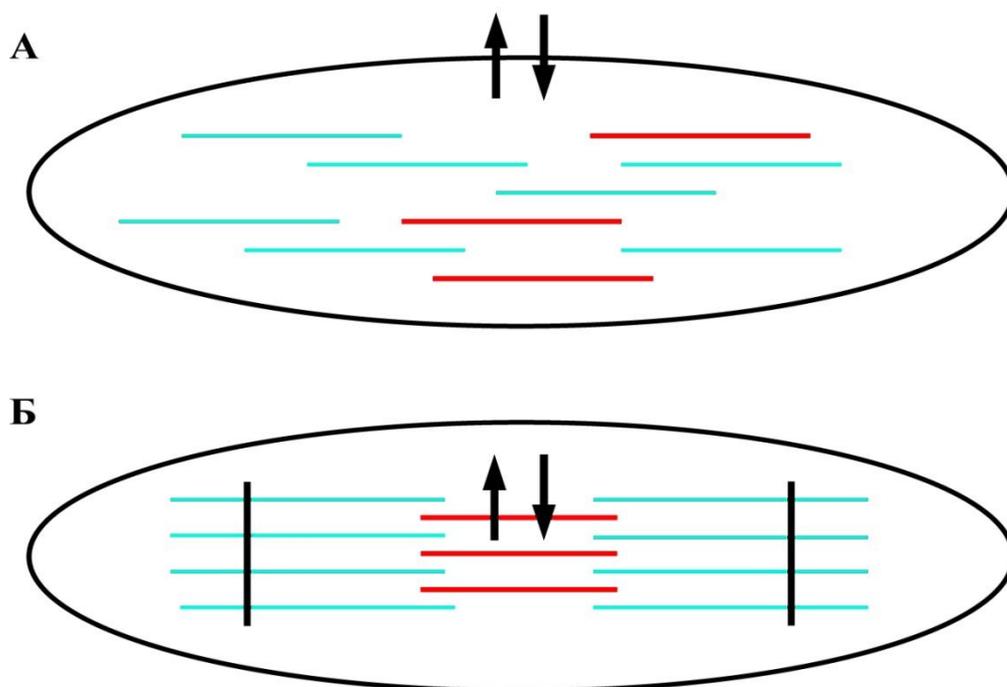


Рис. 4. Движение воды по осмотическому градиенту при сокращении и расслаблении гладкой мускульной клетки (А) и поперечнополосатого волокна (Б) в графическом изображении.

Клетка и волокно представлены овалами.

А: При сокращении клетки вода выходит из неё (направленная вверх стрелка), при релаксации – входит (направленная вниз стрелка). Б: При сокращении волокна вода выходит из саркомера (направленная вверх стрелка), при релаксации – входит в него (направленная вниз стрелка).

Голубые горизонтальные линии – актиновые филаменты; Красные горизонтальные линии – миозиновые филаменты; вертикальные линии – Z-диски. Структурные изменения клетки (волокна) не показаны.

Кроме увеличения скорости сокращения, ещё одним приобретением поперечнополосатых мышц была способность более тонко регулировать сократительный процесс, и это тоже легче объяснить на основе новой модели. В гладких мышцах обмен водой осуществляется между клеткой и окружающей её средой (рис. 4А). Химический состав этой среды

более или менее изменчив, и гладкие мышцы на эти изменения живо реагируют. В поперечнополосатых мышцах водный обмен проходит внутри закрытой полости волокна, между саркомерами и саркоплазмой (рис. 4Б), где постоянство среды поддерживается более строго. Тенденция к увеличению стабильности жизненной среды вообще характерна для эволюции животных. В качестве примеров можно привести переходы от эмбрионально-личиночного развития к целиком эмбриональному или от пойкилотермии к гомотермии. Не исключено даже, что в случае с мышцами именно переход сократительного аппарата к работе в мало изменчивой среде (внутри волокна) помог двигательной (скелетной) мускулатуре стать произвольной.

Включение мышечного сокращения в сферу действия гидромеханической модели позволяет объяснить наличие как сходства (пропорциональность силы поперечному сечению), так и различий (энергоёмкость, скорость сокращения...) в работе гладких и поперечнополосатых мышц. Других гипотез, которые сделали бы это так полно, не видно. Вместе с тем, новая модель вызывает и новые вопросы. Если мышцу «сокращает» наружная масса, следует признать, что у наземных животных её силу определяет, в конечном счёте, атмосферное давление, а потому эта сила не должна превышать один килограмм на квадратный сантиметр сечения. Литературные источники, однако, говорят нам, что величина силы может заметно превышать эту цифру.

Измерения мышечной силы проводили на целых мышцах, мышечных клетках, мышечных волокнах и миофибриллах. Силу исчисляли в разных единицах (ньютонх, динах...), за единицу площади сечения брали квадратные микроны, миллиметры и т.д. В приводимом ниже списке все результаты переведены в одну систему – килограмм-сила на квадратный сантиметр (кг-сила/см²). Данные изложены отдельно для разных объектов, в каждой группе – в порядке возрастания цифровых значений. Миофибрилла скелетной мышцы: 1.59 (Friedman, Goldman 1996); 2.61 (Yuri *et al.* 1998); 3.7 (Colomo *et al.* 1997); 3.43-9.58 (Bartoo *et al.* 1993). Миофибрилла сердечной мышцы: 3.5 (Colomo *et al.* 1997). Гладкая мышца: 0.13-2.2 (обзоры Herlihy, Murphy 1973, 1974, по Murphy *et al.* 1974); 0.34 (Arner 1983); 0.51 (Warshaw *et al.* 1986); 6.83 (Dillon, Murphy 1982). Сердечная мышца: 1 (Brutsaert, Housmans 1977, по Colomo *et al.* 1997). Скелетная мышца: 1.47-2.94 (Close 1972, по Murphy *et al.* 1974); 2-3 (Bagshaw 1993, по Colomo *et al.* 1997); 3.57 (Close 1972, по Dillon, Murphy 1982).

Как видим, количественные данные сильно разнятся. Крайние позиции, возможно, надо откинуть, но даже величины в 2-3 кг на 1 см² (из сводки Bagshaw) намного превосходят величину атмосферного давления. Всё-таки некоторый выход из этой критической ситуации есть.

Гладкие мускульные клетки при сокращении утолщаются в своей

средней части (и тогда, кстати, становятся похожими на сомкнутые магдебургские полушария – Fay, Delise 1973, fig. 1). Мои промеры изображённых на фотографиях клеток показали увеличение их радиуса примерно в 1.3 раза (Kargacin, Fay 1987, fig. 8), в 1.5 (Fay, Delise 1973, fig. 2) и в 1.7 (Fay, Delise 1973, fig. 1). Отдельно испытуемые миофибриллы поперечнополосатых мышц тоже утолщаются при сокращении, по всей своей длине. Мои промеры дали следующие результаты: увеличение радиуса в 1.3 раза (Hanson 1952, fig. 1) и в 1.7 (Lionne *et al.* 2003, fig. 1). В этих случаях как гладкие мускульные клетки, так и миофибриллы максимально увеличивали своё поперечное сечение почти в три раза. Поскольку величина силы, как мы знаем, прямо пропорциональна сечению мускульной клетки или мускульного волокна, получается, что в процессе сокращения сила тоже должна была возрастать в три раза.

Если при расчётах величины мышечной силы исходить из первоначального сечения сокращающихся тел и не учитывать его роста в ходе сокращения, то получаемые цифры могут быть сильно завышены. Мы, скажем, фиксируем площадь сечения расслабленной мышцы в 1 см^2 , наблюдаем как она, сокращаясь, развивает силу в 2 кг и выводим отношение 2 кг/см^2 . На самом деле силу в 2 кг может показывать уже «не та» мышца, а мышца, двукратно увеличившая площадь своего сечения. Наверное, все видели, как буквально вздуваются мышцы атлетов при напряжённой работе. Известно также, что максимальную силу мышцы развивают не сразу, а постепенно. Таким образом, мышца с начальным сечением в 1 см^2 , может развивать силу более килограмма, когда её «сокращает» атмосферное давление.

Итак, работа мышц подобна работе атмосферных паровых машин. Звучит, говоря словами А.Ф.Нухлея (2000) из приведённой выше цитаты, совершенно неожиданно (*totally unexpected*), но эта гипотеза пока единственная, которая объясняет тот факт, что величина силы, развиваемой мышцами, пропорциональна только площади их поперечного (физиологического) сечения.

Литература

- Борхвардт В.Г. 2016. *Механические преобразования живых полостных тел*. СПб.: 1-140.
- Иванов И.И. 1950. *Химическая динамика мышц и подвижных клеток*. М.: 1-254.
- Полевой В.В., Саламатова Т.С. 1985. Эволюция способов движения у растений // *Эволюция функций в растительном мире* / В.В.Полевой, Ю.И.Маслова (ред.). Л.: 188-200.
- Arner A. 1983. Force-velocity relation in chemically skinned rat portal vein // *Pflügers Arch.* **397**: 6-12.
- Bartels E.M., Elliott G.F. 1985. Donnan potentials from the A- and I-bands of glycerinated and chemically skinned muscles, relaxed and in rigor // *Biophys. J.* **48**: 61-76.
- Bartoo M.L, Popov V.I, Fearn L.A, Pollack G.H. 1993. Active tension generation in isolated skeletal myofibrils // *J. Muscle Res. Cell Motil.* **14**: 498-510.

- Carlsen F., Knappeis G.G., Buchthal F. 1961. Ultrastructure of the resting and contracted striated muscle fiber at different degrees of stretch // *J. Biophys. Biochem. Cytol.* **11**: 95-117.
- Colomo F., Piroddi N., Poggesi C., te Kronnie G., Tesi C. 1997. Active and passive forces of isolated myofibrils from cardiac and fast skeletal muscle of the frog // *J. Physiol.* **500**: 535-548.
- Cooke R. 2004. The sliding filament model: 1972–2004 // *J. Gen. Physiol.* **123**: 643-656.
- Dillon P.F., Murphy R.A. 1982. High force development and crossbridge attachment in smooth muscle from swine carotid arteries // *Circ. Res.* **50**: 799-804.
- Draeger A., Amos W.B., Ikebe M., Small J.V. 1990. The cytoskeletal and contractile apparatus of smooth muscle: contraction bands and segmentation of the contractile elements // *J. Cell Biol.* **111**: 2463-2473.
- Edwards G.A., Ruska H., Souza S.P., Vallejo-Freire A. 1956. Comparative cytophysiology of striated muscle with special reference to the role of the endoplasmic reticulum // *J. Biophys. Biochem. Cytol.* **2**: 143-156.
- Elliott G.F. 1973. Donnan and osmotic effects in muscle fibers without membranes // *J. Mechanochem. Cell Motil.* **2**: 83-89.
- Fay F.S., Delise C.M. 1973. Contraction of isolated smooth-muscle cells – structural changes // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **70**: 641-645.
- Friedman A.L., Goldman Y.E. 1996. Mechanical characterization of skeletal muscle myofibrils // *Biophys. J.* **71**: 2774-2785.
- Gillis J.M., Cao M.L., Godfraind-De Becker A. 1988. Density of myosin filaments in the rat anococcygeus muscle, at rest and in contraction. II // *J. Muscle Res. Cell Motil.* **9**: 18-28.
- Glück E., Paul R.J. 1977. The aerobic metabolism of porcine carotid artery and its relationship to isometric force // *Pflügers Arch.* **370**: 9-18.
- Godt R.E. 1981. A simple electrostatic model can explain the effect of pH upon the force-pCa relation of skinned frog skeletal muscle fibres // *Biophys. J.* **35**: 385-392.
- Godt R.E., Maughan D.W. 1977. Swelling of skinned muscle fibers of the frog. Experimental observations // *Biophys. J.* **19**: 103-116.
- Goldman Y.E., Simmons R.M. 1986. The stiffness of frog skinned muscle fibres at altered lateral filament spacing // *J. Physiol.* **378**: 175-194.
- Gordon A.M., Godt R.E., Donaldson S.K.B., Harris C.E. 1973. Tension in skinned frog muscle fibers in solutions of varying ionic strength and neutral salt composition // *J. Gen. Physiol.* **62**: 550-574.
- Gunst S.J., Fredberg J.J. 2003. The first three minutes: smooth muscle contraction, cytoskeletal events, and soft glasses // *J. Appl. Physiol.* **95**: 413-425.
- Hanson J. 1952. Changes in the cross-striation of myofibrils during contraction induced by adenosine triphosphate // *Nature* **169**: 530-533.
- Herrera A.M., McParland B.E., Bienkowska A., Tait R., Paré P.D., Seow C.Y. 2005. «Sarcomeres» of smooth muscle: functional characteristics and ultrastructural evidence // *J. Cell Science.* **118**: 2381-2392.
- Huxley A.F. 2000. Cross-bridge action: present views, prospects, and unknowns // *J. Biomechanics* **33**: 1189-1195.
- Huxley H.E. 2004. Fifty years of muscle and the sliding filament hypothesis // *Eur. J. Biochem.* **271**: 1403-1415.
- Ives H.E., Schultz G.S., Galardy R.E., Jamieson J.D. 1978. Preparation of functional smooth muscle cells from the rabbit aorta // *J. Exp. Med.* **148**: 1400-1413.
- Kargacin G.J., Cooke P.H., Abramson S.B., Fay F.S. 1989. Periodic organization of the contractile apparatus in smooth muscle revealed by the motion of dense bodies in single cells // *J. Cell Biol.* **108**: 1465-1475.

- Kargacin G.J., Fay F.S. 1987. Physiological and structural properties of saponin-skinned single smooth muscle cells // *J. Gen. Physiol.* **90**: 49-73.
- Kuo K.-H., Seow C. Y. 2004. Contractile filament architecture and force transmission in swine airway smooth muscle // *J. Cell Sci.* **117**: 1503-1511.
- Lionne C., Iorga B., Candau R., Travers F. 2003. Why choose myofibrils to study muscle myosin ATPase? // *J. Muscle Res. Cell Motil.* **24**: 139-148.
- Matsubara I., Elliott G.F. 1972. X-ray diffraction studies on skinned single fibres of frog skeletal muscle // *J. Mol. Biol.* **72**: 657-669.
- Millman B.M. 1998. The filament lattice of striated muscle // *Physiol. Rev.* **78**: 359-391.
- Murphy R.A., Herlihy J.T., Megerman J. 1974. Force-generating capacity and contractile protein content of arterial smooth muscle // *J. Gen. Physiol.* **64**: 691-705.
- Naylor G.R.S., Bartels E.M., Bridgman T.D., Elliott G.F. 1985. Donnan potentials in rabbit psoas muscle in rigor // *Biophys. J.* **48**: 47-59.
- Rayment I., Holden H.M., Whittaker M., Yohn C.B., Lorenz M., Holmes K.C., Milligan R.A. 1993a. Structure of the actin-myosin complex and its implications for muscle contraction // *Science* **261**: 58-65.
- Rayment I., Rypniewski W.R., Schmidt-Bäse K., Smith R., Tomchick D.R., Benning M.M., Winkelmann D.A., Wesenberg G., Holden H.M. 1993b. Three-dimensional structure of myosin subfragment-1: a molecular motor // *Science* **261**: 50-58.
- Regini J.W., Elliott G.F. 2001. The effect of temperature on the Donnan potentials in biological polyelectrolyte gels: cornea and striated muscle // *Intern. J. Biol. Macromol.* **28**: 245-254.
- Siegman M.J., Butler T.M., Mooers S.U., Davies R.E. 1980. Chemical energetics of force development, force maintenance, and relaxation in mammalian smooth muscle // *J. Gen. Physiol.* **76**: 609-629.
- Small J.V., Herzog M., Barth M., Draeger A. 1990. Supercontracted state of vertebrate smooth muscle cell fragments reveals myofilament lengths // *J. Cell Biol.* **111**: 2451-2461.
- Somlyo A.P., Somlyo A.V. 1994. Signal transduction and regulation in smooth muscle // *Nature* **372**: 231-236.
- Telley I.A., Denoth J. 2007. Sarcomere dynamics during muscular contraction and their implications to muscle function // *J. Muscle Res. Cell Motil.* **28**: 89-104.
- Trimmer W.S.N. 1989. Microrobots and micromechanical systems // *Sensors and Actuators* **19**: 267-287.
- Tyreman M.J.A., Molloy J.E. 2003. Molecular motors: nature's nanomachines // *IEE Proc.-Nanobiotechnol.* **150**: 95-102.
- Warshaw D.M., McBride W.J., Work S.S. 1987. Corkscrew-like shortening in single smooth muscle cells // *Science* **236**: 1457-1459.
- Warshaw D.M., Szarek J.L, Hubbard M.S., Evans J.N. 1986. Pharmacology and force development of single freshly isolated bovine carotid artery smooth muscle cells // *Circ Res.* **58**: 399-406.
- Xu J.-Q., Harder B.A., Uman P., Craig R. 1996. Myosin filament structure in vertebrate smooth muscle // *J. Cell. Biol.* **134**: 53-66.
- Yuri K., Wakayama J., Yamada T. 1998. Isometric contractile properties of single myofibrils of rabbit skeletal muscle // *J. Biochem.* **124**: 565-571.



Синяя птица *Myophonus caeruleus* – новый гнездящийся вид города Алматы

А.Б.Жданко

Александр Борисович Жданко. Институт зоологии, Министерство образования и науки, проспект Аль-Фараби, 93, Алматы, 050060, Казахстан. E-mail: alex_shdanko@mail.ru

Поступила в редакцию 12 февраля 2016

С 5 по 12 ноября 2014 на южной окраине города Алматы у моста через речку Весновку по проспекту Аль-Фараби мне приходилось ежедневно наблюдать одиночную синюю птицу *Myophonus caeruleus*. После выпадения снега на этой высоте (900 м н.у.м.) она исчезла и в зимнее время ни разу не отмечалась. Следует отметить, что зима 2014/15 года в северных предгорьях Заилийского Алатау была достаточно многоснежной и морозной, что привело к замерзанию большинства естественных водотоков.

Весной 2015 года первое пение самца синей птицы я услышал здесь 15 апреля и с этого момента видел её на Весновке в течение апреля ежедневно. С 2 по 14 мая и с 19 по 25 мая постоянно наблюдал у того же моста через реку брачную пару. Их поведение и привязанность к одному и тому же участку реки позволяло предполагать, что они загнездились здесь.



Рис. 1. Река Весновка – место гнездования синей птицы *Myophonus caeruleus* в Алматы. Гнездо устроено по водотoku ниже зелёной будки. 27 ноября 2015. Фото автора.

Русло речки Весновки ниже противоселевой плотины и проспекта Аль-Фараби в целях защиты от паводков и селевых потоков забетонировано на всём протяжении в черте города Алматы и представляет собой достаточно мощное гидротехническое сооружение (рис. 1). Высота

вертикальных бетонных бортовых стенок достигает 3 м. У моста по берегу растёт несколько вязов и тополей, их ветви спускаются к воде. В поисках гнезда были обследованы бетонные борта набережной реки на протяжении 300 м, где держались синие птицы, но найти его вначале не удавалось. Птицы незаметно куда-то улетали и так же внезапно появлялись. Лишь на третий день удалось выяснить, куда они исчезают.



Рис. 2. Синяя птица *Myophonus caeruleus* со строительным материалом для гнезда.
Алматы. Весновка. 18 мая 2015. Фото автора.

Оказалось, что ниже моста, кроме открытого, есть ещё одно закрытое обводное русло, которое находится под асфальтированной пешеходной дорожкой (набережная вдоль реки). Проход в этот подземный

водоток имеет размеры 2×2 м. Периодически по нему во время паводков спускают воду, если же шлюз закрыт, в нём остаётся вода глубиной 30-50 см. Проникнуть человеку туда очень сложно, а животным попасть практически невозможно из-за вертикальных стенок. Туда можно только залететь. Поэтому синие птицы и выбрали это безопасное место для устройства своего гнезда. Фактор беспокойства в районе гнезда по берегам реки в течение дня (с 8 до 20 ч) был довольно значительным и составлял в среднем 35 человек в час: пешеходы с собаками, разминающиеся спортсмены, велосипедисты, отдыхающие и т.п. Кроме этого, на протяжении всего дня по соседнему проспекту шёл нескончаемый шумный поток автотранспорта. Случаи гнездования синей птицы в шлюзовых сооружениях ранее были отмечены на реках Джабаглы и Аксай в Южно-Казахстанской области, но в безлюдных местах (Белусов 2014; Иващенко 2014).

В мае синие птицы были особенно активны с 7 до 10 ч утра. В поисках корма далеко не улетали, перемещаясь в радиусе до 200 м от гнезда. В основном искали пищу в траве на газонах и под мусором (тряпками, бумагой) прямо вдоль тротуара. К вечеру активность снижалась. Самец активно прогонял с гнездового участка в радиусе около 50 м от гнезда других птиц, особенно вездесущих майн *Acridotheres tristis* и сорок *Pica pica*. Для постройки гнезда 18 мая самка собирала сухую траву вдоль пешеходных дорожек и уносила к речке (рис. 2).

В июне наблюдения у гнезда были довольно спорадичными по причине экспедиционных выездов. Замечено, что при кормлении птенцов синие птицы стали чаще улетать вверх по речке и появлялись у гнезда через 20-25 мин. Вылетевших из гнезда птенцов я впервые увидел, только вернувшись из экспедиции 8 июля. Пробыв на следующий день с фотоаппаратом вблизи гнезда около часа и не увидев около него синих птиц, я решил подняться на плотину, которая расположена в 200 м выше по течению реки. Прямо на плотине увидел трёх уже самостоятельных птенцов, которые летали в поисках корма по реке и вдоль тротуаров. Они были очень осторожными и фотографировать их удавалось только с расстояния 20 м. В отличие от взрослых, они имели тусклое оперение с остатками эмбрионального пуха на голове, ещё не доросшие до нормальной длины хвосты и уже появляющийся фиолетовый блеск на маховых и рулевых перьях (рис. 3). С 24 по 28 июля видеть их не удавалось. Надо отметить, что этим летом стояла небывалая жара: с 7 июля до конца августа температура воздуха в Алматы в дневное время держалась в пределах 34-43°C. После возвращения из длительной командировки в середине сентября я несколько раз пытался увидеть синих птиц, но безуспешно. Только 22 сентября удалось наблюдать самку на противоселевой плотине, позже она перелетела в район гнезда, где кормилась по берегу реки и вдоль бетонной стенки, а

также среди мокрой листвы на асфальтовой дорожке (рис. 4). Держалась ли она здесь в первой декаде октября, сказать не могу, так как находился в очередной командировке, однако с 13 по 16 октября 2015 она здесь уже определённо отсутствовала.



Рис. 3. Слёток синей птицы *Myophonus caeruleus* Алматы. Весновка. 9 июля 2015. Фото автора.

После двух снегопадов в начале ноября я вновь наблюдал синюю птицу утром 12 ноября у воды около плотины, в 100 м выше гнезда. Однако при посещениях 14-16 и 21-23 ноября она здесь отсутствовала. Лишь утром 26 ноября 2015 удалось вновь увидеть самку вблизи места гнездования, где она кормилась на песчаных наносах по берегу реки. В конце ноября и в начале декабря в городе стояла сухая и относи-

тельно тёплая для этого времени года погода с температурами от +8 до +17°C, хотя на северных склонах гор на высоте 1400-1500 м н.у.м. уже лежал снежный покров толщиной 20-30 см. Во время осмотров 29 и 30 ноября, 1 и 2 декабря синюю птицу не видели, хотя эти дни были очень тёплыми (от +1 до +6°). На речке во многих местах купались серые вороны *Corvus cornix*, сороки и майны. Только во время экскурсии 4 декабря в 8-9 ч я вновь увидел синюю птицу в районе гнезда по терренкуру реки Весновки, где она кормилась на песчаных наносах у воды.



Рис. 4. Синяя птица *Myophonus caeruleus*, собирающая корм среди листвы на асфальтовой дорожке. Алматы. Весновка. 22 сентября 2015. Фото автора.

До 31 декабря 2015 наблюдения проводились через день, но синюю птицу удалось наблюдать только один раз – 19 декабря в районе гнезда у реки. Весь декабрь был довольно тёплым, дневная температура не опускалась ниже -5°C, тем не менее, встречать синюю птицу здесь больше не приходилось. Отсутствовала она на этом участке Весновки и в течение января 2016 года.

Следует отметить наметившуюся с начала 1990-х годов тенденцию осенне-зимних залётов синей птицы в пределы Алматы (Ковшарь 2013; Березовиков, Лухтанов 2013) и зимовок на реках Заилийского Алатау (Карпов 2004; Жданко 2006; Коваленко 2013).

Таким образом, можно констатировать, что в 2015 году синие птицы впервые загнездились в пределах города Алматы. В прежние годы они жили исключительно на горных реках в ущельях северного склона Заилийского Алатау (Шнитников 1949; Бородихин 1960; Ковшарь 1970), но, как правило, не выходили в период гнездования из горных ущелий ниже 1200 м над уровнем моря. В последние два десятилетия

участились случаи устройства ими гнёзд в мостах, противоселевых плотинах и прочих гидротехнических сооружениях в зонах отдыха с объектами сферы обслуживания, нередко вблизи дач, санаториев, спортивных комплексов (Березовиков 2011; Ковшарь, Ковшарь 2014; Ковшарь, Яценко 2014; Кушекова, Булгакова 2014). Это обстоятельство, вероятно, и способствовало расселению птиц вниз по рекам в культурный ландшафт на высоты ниже 1000 м над уровнем моря. Наблюдения за парой синих птиц на многолюдных берегах речки Весновки показали, что они способны прекрасно адаптироваться к условиям гнездования на реках даже с очень высоким фактором беспокойства. Главное, чтобы их гнёзда были недоступны для людей и хищников и не разорялись. К остальным неудобствам они способны приспособливаться.

Выражаю свою признательность своему коллеге Н.Н.Березовикову за ценные советы и консультации во время наблюдений и при подготовке рукописи статьи.

Л и т е р а т у р а

- Белоусов Е.М. 2014. Гнездование синей птицы *Myorhonus caeruleus* в шлюзе реки Джабаглы (Таласский Алатау) // *Рус. орнитол. журн.* **23** (1080): 3929.
- Березовиков Н.Н. 2011. Новый случай гнездования синей птицы *Myorhonus caeruleus* у высокогорного спортивного комплекса «Медео» (Заилийский Алатау) // *Рус. орнитол. журн.* **20** (672): 1400-1401.
- Березовиков Н.Н., Лухтанов А.Г. 2013. Новый осенний залёт синей птицы *Myorhonus caeruleus* в город Алматы // *Рус. орнитол. журн.* **22** (880): 1357-1358.
- Бородихин И.Ф. 1960. К экологии синей птицы // *Тр. Ин-та зоол. АН КазССР* **13**: 181-184.
- Жданко А.Б. 2006. Зимние встречи синей птицы в Заилийском Алатау // *Каз. орнитол. бюл.*: 151.
- Иващенко А.А. 2014. Гнездование синей птицы *Myorhonus caeruleus* в шлюзе ГЭС на реке Аксай (Таласский Алатау) // *Рус. орнитол. журн.* **23** (968): 454.
- Карпов Ф.Ф. 2004. О зимовке синей птицы в Алма-Ате // *Каз. орнитол. бюл.*: 162-163.
- Коваленко А.В. 2013. Зимовка синей птицы *Myorhonus caeruleus* в городе Алма-Ате // *Рус. орнитол. журн.* **22** (876): 1233-1234.
- Ковшарь А.Ф. 1970. Род Синяя птица – *Myorhonus* // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, **3**: 497-505.
- Ковшарь А.Ф. 2013. Осенний залёт синей птицы *Myorhonus caeruleus* в Алма-Ату // *Рус. орнитол. журн.* **22** (878): 1295-1296.
- Ковшарь А.Ф., Ковшарь В.А. 2014. Гнездование синей птицы *Myorhonus caeruleus* в урочище Медео в Малом Алматинском ущелье (Заилийский Алатау) // *Рус. орнитол. журн.* **23** (1042): 2727-2728.
- Ковшарь В.А., Яценко Р.В. 2014. Гнездование синей птицы *Myorhonus caeruleus* в урочище Медео в Малом Алматинском ущелье (Заилийский Алатау) // *Рус. орнитол. журн.* **23** (1043): 2747-2748.
- Кушекова А.Ж., Булгакова Г.А. 2014. К экологии синей птицы *Myorhonus caeruleus* в ущелье реки Тургень (Заилийский Алатау) // *Рус. орнитол. журн.* **23** (963): 311.
- Шнитников В.Н. 1949. *Птицы Семиречья*. М.; Л.: 1-665.



О таксономическом положении длиннохвостой неясыти *Strix uralensis* с острова Сахалин

Я.А.Редькин

Второе издание. Первая публикация в 2015*

Длиннохвостые неясыти *Strix uralensis*, населяющие Сахалин, в подавляющем большинстве литературных источников отождествляются с птицами подвида *S. u. nikolskii* (Buturlin, 1907), описанного по материалам из Приамурья и Уссурийского края. Вместе с тем, сахалинские неясыти были описаны в качестве эндемичного подвида *S. u. tatibanae* Motiyama, 1927. Г.П.Дементьев (1936) признавал самостоятельность сахалинской расы, отмечая, что, по сравнению с *S. u. nikolskii*, сахалинская форма «несколько бледнее..., с большим развитием пятнистости на голове и спине», при этом: «несколько сомнительная форма, во всяком случае, птицы с северного Сахалина очень близки к амуро-уссурийской расе». В последующих публикациях *S. u. tatibanae* сводилось в синонимы *S. u. nikolskii*.

Наше исследование выполнено на основе изучения окраски оперения серий длиннохвостых неясытей, собранных в течение последних 10 лет в Приморском крае (Сихотэ-Алинь), Хабаровском крае (хребет Джугджур) и Амурской области, в сравнении с материалами собственных сборов с острова Сахалин (северная, центральная и южная части), дополненное изучением окраски птиц из этих регионов, хранящихся в Зоологическом музее Московского университета, Институте морской геологии и геофизики ДВО РАН (Южно-Сахалинск), а также в Биолого-почвенном институте ДВО РАН (Владивосток).

В результате сравнения окраски 16 длиннохвостых неясытей с Сахалина с обширными материалами с материка было установлено, что островные совы стабильно отличаются рядом признаков. Общая окраска сахалинских неясытей во всех случаях заметно бледнее, чем у континентальных. Тёмные пестрины на верхней стороне тела более узкие и менее чёрные, более буроватого оттенка. Перья задней части спины у островных сов с менее выраженным поперечным рисунком. Область поясницы и надхвостье намного светлее, чем у материковых экземпляров, светло-бурого тона. Рисунок на маховых и рулевых перьях значительно светлее. Белые поля на перьях лопаточных партий и верхних кроющих второстепенных маховых больше по площади, чем у континентальных особей. Нижняя часть тела белёсая, почти без охристого

* Редькин Я.А. 2015. О таксономическом положении длиннохвостой неясыти с острова Сахалин // 14-я Международ. орнитол. конф. Северной Евразии. 1. Тезисы. Алматы: 403-404.

оттенка, всегда хорошо выраженного (особенно на оперении ног и задней части живота) у материковых птиц. Бока живота островных птиц имеют более узкие продольные пестрины и практически лишены буроватого поперечного рисунка, присутствующего у большинства амуро-уссурийских сов. Оперение лицевого диска у сахалинских неясытей белёсое, менее сероватое, чем у материковых экземпляров.

Размеры сахалинских и амуро-уссурийских особей примерно сходны, при этом заметно превышают размеры птиц подвида *S. u. japonica* (А.Н.Слark, 1907), населяющего Хоккайдо и Кунашир. Длиннохвостые неясыти расы *S. u. buturlini* Dementiev, 1951, занимающей северо-восток Сибири, отличаются от сахалинских птиц ещё более светлой окраской, в частности, более узкими наствольными пестринами на верхней и нижней сторонах тела, а также большей шириной белых полей на лопаточных перьях. Таким образом, необходимо восстановить самостоятельность подвида *S. u. tatibanae*, являющегося эндемиком Сахалина.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2016, Том 25, Экспресс-выпуск 1250: 581-582

Зелёные растения в гнёздах скворца *Sturnus vulgaris*: украшение или противопаразитарное средство

Е.И.Труфанова, А.Д.Нумеров

Второе издание. Первая публикация в 2015*

Для сооружения гнёзд многие птицы используют в основном сухой растительный материал, иногда добавляя в него и свежие зелёные части растений. Это связывают с возможной противопаразитарной защитой птенцов или с особым репродуктивным поведением самцов (Wimberger 1984; Feare 1984; Clark, Mason 1985, 1988; Fauth 1991; Gwinner 1997, 2005 и др.). Этот вопрос был исследован нами на примере обыкновенного скворца *Sturnus vulgaris*, размножающегося в стандартных искусственных гнездовьях (Усманский бор, Воронежская область, 1990-2014 годы).

Наблюдения показали, что зелёные части растений появляются в пустых скворечниках после прилёта самцов. Визуально подтверждено, что самцы могут приносить зелёный материал одновременно в не-

* Труфанова Е.И., Нумеров А.Д. 2015. Зелёные растения в гнёздах скворца: украшение или противопаразитарное средство // 14-я Международ. орнитол. конф. Северной Евразии. 1. Тезисы. Алматы: 488-489.

сколько скворечников, расположенных по соседству. В начале – лишайники и мхи, затем – стебли и листья полыни, чистотела, паслёновых, частички сосновой и берёзовой коры и т.д. Интенсивность приноса самцами зелёных растений снижается после образования пары. Завершают строительство гнезда самки, которые тоже иногда приносят зелёные растения. Основную массу гнездового материала составляли сухие фрагменты стеблей и листьев травянистых растений, доля которых равнялась в среднем $49.3 \pm 3.8\%$ от общей массы гнезда ($n = 176$), а зелёных растений – $8.8 \pm 2.1\%$. Доля других компонентов – $35.8 \pm 3.6\%$ (кора сосны, берёзы, дуба), $3.6 \pm 1.4\%$ (перо), $2.5 \pm 1.2\%$ – компоненты антропогенного происхождения (бумага, фольга, ткани, пластик).

Для гнёзд скворец использует в основном материал, собранный в непосредственной близости. Подсчёт видового и количественного состава растений в радиусе 50 м вокруг гнёзд, антропогенного мусора и их фактического присутствия в гнездовом материале показал их общее сходство (по критерию χ^2). В то же время такие растения, как полынь, паслён в местах расположения этих скворечников не обнаружены, а в гнёздах присутствовали (встречаемость 49.2%). Как известно, указанные растения обладают запахом и репеллентными свойствами. По всем видам зелёных растений встречаемость составляла 86.2%. Фактическая доля перьев в гнёздах также превышала теоретическую в 2.4 раза.

Среди эктопаразитов нами отмечены блохи Siphonaptera, иксодовые Ixodidae и гамазовые Gamasidae клещи, личинки каллифорид Calliphoridae (Diptera). Наиболее объективную оценку удалось получить по личинкам каллифорид, которых подсчитывали по пупариям и осмотром птенцов перед вылетом. Средняя интенсивность инвазии составила 5.3 ± 0.53 личинки каллифорид на птенца.

Взаимосвязи между массой зелёных растений и индексом инвазии не обнаружено ($r = -0.22$; $P > 0.05$), а с возрастом самцов она положительно коррелировала ($r = 0.567$, $P < 0.001$). Самцы старше двух лет приносили «зелень» значимо чаще и в большем количестве, что можно рассматривать, как форму ухаживания для привлечения самок. С количеством пера в гнёздах и возрастом самцов связи не обнаружено ($r = -0.203$, $P > 0.1$).

Таким образом, присутствие зелёных растений в гнёздах скворцов не оказывает существенного влияния на численность эктопаразитов. Включение их в состав гнезда самцами может рассматриваться как элемент репродуктивного поведения.



Нахождение майны *Acridotheres tristis* в Караганде

Н.Н.Березовиков

Второе издание. Первая публикация в 2013*

Вот уже 50 лет продолжается активное расселение майны *Acridotheres tristis* на северо-запад и восток Казахстана (Ковшарь 1963; Ковшарь, Березовиков 2001; Березовиков 2001; Березовиков, Рубинич 2012), однако её продвижение на север через центральные районы республики вдоль линии железной дороги от Балхаша до Караганды и Астаны происходило крайне медленно. Отдельные залёты майн севернее озера Балхаш регистрировались в июне 1982 года на станции Агадырь (Сема, Гисцов 1984), в июне 1984 в Центральной Бетпакдале (Ковшарь 1984), в конце мая 1987 и в июне 1990 в Кургальджинском заповеднике (Андрусенко 2002), в августе 1995 в посёлке Кургальджинно (Ерохов, Березовиков 2001). Однако на гнездовье в те годы она закрепилась только на северном побережье Балхаша, где на железнодорожной станции Сарышаган в августе 1988 года наблюдалось несколько птиц, а 24 июля 1998 отмечен выводок из 5 особей. В городах Караганда и Астана майна до последнего времени не регистрировалась. В этой связи представляет интерес её нахождение в Караганде, где 14 июля 2013 около торгового комплекса «Автомир. Технодом» мной наблюдалась взрослая майна. Птица кормилась среди мусора на многолюдном участке около станции технического обслуживания, а затем улетела под крышу одного из магазинов. Не исключено, что в настоящее время майны уже единично живут и размножаются в этом городе.

Л и т е р а т у р а

- Андрусенко Н.Н. 2002. Дополнение к списку птиц Кургальджинского заповедника // *Selevinia*: 122-126.
- Березовиков Н.Н. 2001. Дополнения и уточнения к орнитофауне Утва-Илекского междуречья // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 17-20.
- Березовиков Н.Н., Рубинич Б. 2012. Орнитологические находки в Восточном Казахстане // *Рус. орнитол. журн.* **21** (742): 685-697.
- Ерохов С.Н., Березовиков Н.Н. 2001. Летняя орнитофауна озёр Кургальджинского заповедника // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 70-84.
- Ковшарь А.Ф. 1963. Майна в Южном Казахстане // *Зоогеография суши. Тез. 3-го Всесоюз. совещ. по зоогеографии суши*. Ташкент: 133.

* Березовиков Н.Н. 2013. Нахождение майны (*Acridotheres tristis*) в Караганде // *Орнитол. вестник Казахстана и Средней Азии* **2**: 223.

- Ковшарь А.Ф. 1984. Майна у северных пределов Средней Азии // 8-я Всесоюзн. зоогеогр. конф. Тез. докл. М.: 72-74.
- Ковшарь А.Ф., Березовиков Н.Н. 2001. Тенденции изменения границ ареалов птиц в Казахстане во второй половине XX столетия // *Достижения и проблемы орнитологии Северной Азии на рубеже веков*. Казань: 250-270.
- Сема А.М., Гисцов А.П. 1984. Расселение майны в Казахстане // *Орнитология* 19: 211-212.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2016, Том 25, Экспресс-выпуск 1250: 584-585

Авифаунистические находки в Узбекистане в начале XXI века

Е.Н.Лановенко, А.К.Филатов, Э.Шерназаров, Н.Азимов

Второе издание. Первая публикация в 2015*

Gavia stellata. Редкий залётный вид. Молодая птица добыта 2 ноября 2005 на Айдаркуле. Одиночная птица (*Gavia* sp.) зарегистрирована 1 сентября 2006 на Тудакуле.

Podiceps auritus. Редкий пролётный вид, отмечавшийся в дельте Амударьи, на Арале и в Сырдарьинской области. Нами две красношейные поганки встречены 10 мая 2005 на водохранилище Учкызыл (юг Узбекистана) и две птицы – на озере Денгизкуль 21 сентября 2012.

Anser erythropus. Стая из 22 пискулек встречена на водохранилище Талимаржан 26 февраля 2008.

Cygnus bewickii. Одиночный малый лебедь встречена с лебедями-шипунами *Cygnus olor* на озере Зекры 20 января 2009.

Anas angustirostris. С апреля до октября 2012-2014 годов на Денгизкуле отмечали одиночных птиц и 2 пары, выводок из 6 птиц встречен 13 сентября 2013 на Джедыкуле неподалёку от Денгизкуля.

Clangula hyemalis. Прежде отмечались залёты морянки в долину Сырдарьи. Нами 1 мая 2013 встречены 12 птиц на Денгизкуле.

Oxyura leuccephala. Впервые савка отмечена на зимовке в Узбекистане: в 2001 году на Денгизкуле учтено 1107 особей. После холодной зимы 2007/08 года савка исчезла и появилась вновь на Денгизкуле в октябре 2012 года.

Melanitta fusca. Редкий залётный вид, отмечавшийся в Приарале и долине Сырдарьи. Одиночный самец замечен среди других уток

* Лановенко Е.Н., Филатов А.К., Шерназаров Э., Азимов Н. 2015. Авифаунистические находки в Узбекистане в начале XXI в. // 14-я Международ. орнитол. конф. Северной Евразии. 1. Тезисы. Алматы: 286-288.

7 февраля 2010 на водохранилище Туябугуз в 60 км от Ташкента.

Hieraaetus pennatus. Перелётный гнездящийся вид. Впервые двух зимующих птиц видели 2-5 декабря 2014 в ботаническом саду Ташкента.

Otis tarda. В последние десятилетия дрофа в Узбекистане не встречалась. Отмечена в необычно холодную зиму 2007/08 года. Небольшие группы замечены и в последующие годы в подгорных равнинах Самаркандской, Джизакской и Ташкентской областей.

Pluvialis squatarola. Малочисленный мигрирующий вид, отмечавшийся в долине Сырдарьи и низовьях Амударьи. Впервые найдены в среднем течении Амударьи на Тудакуле 30 октября 2012 (самец и 2 самки).

Pluvialis apricaria. Редкий залётный вид. Стайка из 18 золотистых ржанок держалась вместе с другими куликами на солёном мелководье южной оконечности Денгизкуля 16 августа 2003, а в северной части озера 2 птицы встречены 8 мая 2012.

Chettusia gregaria. Редкий пролётный вид, встречавшийся на равнинной части Узбекистана. Стаю из более чем 100 птиц 20 октября 2010 сфотографировал итальянский бёрдвочер Лоренцо Форнасари недалеко от водохранилища Талимаржан. Нами 30 октября 2012 на Тудакуле встречены 6 птиц.

Calidris alpina. Обычный мигрирующий вид. Впервые две стайки из 3 и 5 птиц встречены зимой на Денгизкуле 9 декабря 2014.

Limnodromus semipalmatus. Четыре азиатских бекасовидных веретенника встречены на Тузкане 4 июля 2006 и два на Денгизкуле 8 мая 2012.

Cursorius cursor. На Тудакуле 9 октября 2012 находились 34 бе-гунка. На Денгизкуле одиночка встречена 26 июня 2014.

Stercorarius pomarinus. Одиночный средний поморник встречен на водохранилище Актепе Сурхандарьинской области 10 июня 2006.

Columba palumbus. Гнездящийся вид Узбекистана. В последние годы стайки зимующих вяхирей отмечаются в окрестностях Ташкента и городском ботаническом саду.

