

ФИЗИЧЕСКИЕ, ГЕОЛОГИЧЕСКИЕ
И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
ОКЕАНОВ И МОРЕЙ



НАУЧНЫЙ МИР

Сенсорные и гидродинамические особенности дельфинов и рыб

Д.С. Павлов, Е.В. Романенко, А.Я. Супин, В.Д. Барон

Оценка КПД хвостовой лопасти дельфинов

С середины прошлого века до наших дней ученые разных стран пытались определить коэффициент полезного действия хвостовой лопасти дельфина как движителя (КПД). В работе [Fish, Rohr, 1999] приведена обширная сводка результатов зарубежных исследований по этой теме. По разным данным, КПД хвостовой лопасти дельфинов находится в пределах от 70 до 99%. Однако эти оценки содержат ряд погрешностей.

Во-первых, оценки получены с помощью малоамплитудных линейных математических моделей; во-вторых, при оценках использованы весьма немногочисленные и малодостоверные экспериментальные кинематические данные; в-третьих, при оценках не учитывались потери энергии на хвостовой лопасти или крыле, моделирующем хвостовую лопасть.

В русскоязычной научной литературе есть только две работы [Зайцев, Федотов, 1986; Шеховцов, 1999], в которых проведены оценки КПД хвостовой лопасти дельфина с помощью нелинейных математических моделей. Однако при этом использованы некорректные кинематические параметры. В частности, считалось что в процессе колебаний лопасти угол атаки составляет величину около 10° и изменяется по гармоническому закону, что неверно, как показано в работах [Романенко, 2001; Romanenko, 2002].

В последние годы ведутся работы по созданию теории крыла на основе гидродинамических производных с получением относительно простых расчетных формул, которые позволяют проводить оперативную оценку гидродинамических сил, развиваемых жестким крылом, и его коэффициента полезного действия при больших амплитудах колебаний и произвольном положении оси вращения крыла [Пушков, Романенко, 2000; Пушков и др., 2006, 2009; Романенко, 2001; Романенко и др., 2005, 2007; Romanenko, 2002]. Для кинематических параметров, характерных для хвостовой лопасти дельфина, такие формулы уже получены и опубликованы в работе [Романенко, Пушков, 2008]. Здесь мы приводим эти формулы.

Кинематика хвостовой лопасти определяется соотношениями

$$y_1 = y_0 \sin \omega t$$

$$\vartheta = \vartheta_0 \cos \omega t$$

Здесь y_1 и ϑ линейные и угловые колебания лопасти соответственно. y_0 и ϑ_0 – амплитуды колебаний, $\omega = 2\pi f$, f – частота колебаний.

Формула для средней тяги крыла, моделирующего хвостовую лопасть, имеет вид:

$$\overline{F_x} = \frac{\rho S}{2} \left(C_{y1}^a \overline{v_{nc} V_{yc}} + b \left\{ C_{y1}^a - \frac{2m^*}{\rho S b} \right\} \overline{\dot{v}_{nc} \sin \theta_c} - b C_{y1}^{\omega_2} \overline{\omega_2 V_{yc}} - b^2 C_{y1}^{\omega_2} \overline{\omega_2 \sin \theta_c} \right) - \overline{X_{lc} \cos \vartheta} - \frac{\rho S}{2} \overline{U_c^2 C \cos \vartheta}. \quad (1)$$

Здесь

$$v_x = V_{y1} \cos \vartheta - U_0 \sin \vartheta + \omega_z x = U_c \sin \alpha_c,$$

$$\theta_c = \alpha_c + \vartheta = \arctg(V_{yc}/V_{xc}),$$

$$U_c^2 = V_{yc}^2 + V_{xc}^2,$$

$$V_{xc} = V_0 - \omega_z x \sin \vartheta,$$

$$V_{yc} = V_{y1} + \omega_z x \cos \vartheta,$$

$$V_{y1} = \dot{y}_1(t), \quad \omega_z = \dot{\vartheta}(t),$$

$$C = 2(C_f + C_{P0})$$

U_0 – скорость потока, α_c – угол атаки, пересчитанный к центру крыла (считается малым), x – расстояние от центра крыла до оси вращения (отрицательное в сторону передней кромки, положительное в сторону задней кромки), m^* – присоединенная масса крыла. Черта сверху обозначает усреднение по времени за период. $C_{y1}^\alpha, C_{y1}^{\dot{\alpha}}, C_{y1}^{\omega_z}, C_{y1}^{\dot{\omega}_z}$ – коэффициенты гидродинамических производных [Белоцерковский, 1958; Белоцерковский и др., 1971]; b и S – хорда и площадь одной стороны крыла соответственно, C_f – сопротивление трения, C_{P0} – сопротивление формы, ρ – плотность воды, X_{ic} – индуктивное сопротивление крыла, которое в первом приближении имеет вид:

$$X_{ic} = \rho \pi S (v_{nc}^2 / 4)$$

Это так называемая оценка индуктивного сопротивления «сверху», т.е. по максимуму. В большинстве случаев этого значения достаточно. Но иногда бывает необходимо оценить индуктивное сопротивление более точно. Такая более точная формула была получена и опубликована в работе [Пушков и др. 2009]

Формула (1) может быть представлена в форме коэффициентов тяги:

$$C_T = \frac{2\overline{F_{xc}}}{\rho S U_0^2} = C_{T1} + C_{T2} + C_{T3} + C_{T4} + C_{T5} + C_{T6}. \quad (2)$$

Входящие в формулу (2) коэффициенты тяги имеют вид:

$$C_{T1} = C_{y1}^\alpha \left(\frac{\overline{v_n V_y}}{U_0^2} + A \right),$$

где

$$\frac{\overline{v_n V_y}}{U_0^2} = \frac{1}{\lambda_p} \left[0.5 \left(\frac{1}{\lambda_p} - \vartheta_0 \right) - 0.188 \vartheta_0^2 \left(\frac{1}{\lambda_p} - 0.333 \vartheta_0 \right) + \right. \\ \left. + 0.013 \vartheta_0^4 \left(\frac{1}{\lambda_p} - 0.2 \vartheta_0 \right) \right],$$

$$A = \frac{\vartheta_0^2 (Sh_0)^2 X^2}{2} \left[1 - \frac{\vartheta_0^2}{8} \left(1 - \frac{\vartheta_0^2}{24} \right) \right].$$

Здесь и далее $X = \frac{x}{b}$, $\lambda_p = U_0/\omega y_0$, $Sh_0 = \omega b/U_0$.

$$C_{T2} = - \left(C_{y1}^{\dot{\alpha}} - \frac{2m^*}{\rho S b} \right) \frac{1}{X} A,$$

$$C_{T3} = -C_{y1}^{\omega_z} \frac{1}{X} A,$$

$$C_{T4} = C_{y1}^{\omega_z} \frac{\sqrt{2} (Sh_0)^2 \vartheta_0}{\sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} \left[\begin{aligned} &0.5 - \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0938}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \\ &-\frac{0.0586}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{0.052}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \end{aligned} \right],$$

$$C_{T5} = -\frac{\pi}{2} \left(\frac{\overline{v_n^2 \cos \vartheta}}{U_0^2} + A \right),$$

$$\text{где } \frac{\overline{v_n^2 \cos \vartheta}}{U_0^2} = 0.5 \left[\begin{aligned} &\left(\frac{1}{\lambda_p} - \vartheta_0 \right)^2 - 1.125 \vartheta_0^2 \left(\frac{1}{\lambda_p^2} - 1.556 \frac{\vartheta_0}{\lambda_p} + 0.556 \vartheta_0^2 \right) + \\ &+ 0.547 \vartheta_0^4 \left(\frac{1}{\lambda_p^2} - 1.162 \frac{\vartheta_0}{\lambda_p} + 0.289 \vartheta_0^2 \right) - \\ &- 0.137 \vartheta_0^6 \left(\frac{1}{\lambda_p^2} - 0.844 \frac{\vartheta_0}{\lambda_p} + 0.144 \vartheta_0^2 \right) \end{aligned} \right],$$

$$C_{T6} = -C \left(\frac{\overline{U_1^2 \cos \vartheta}}{U_0^2} + A \right),$$

$$\text{где } \overline{U_1^2 \cos \vartheta} = \left(1 + \frac{0.5}{\lambda_p^2} - \frac{0.1889 \vartheta_0^2}{\lambda_p^2} - 0.25 \vartheta_0^2 \right).$$

Здесь допущено упрощение $U_1^2 \approx U_0^2 + y_0^2 \omega^2 \cos^2 \omega t$.

Формула для средней мощности, развиваемой крылом, имеет вид:

$$\overline{P_c} = -\overline{F_{yc} V_{yc}} - \overline{M_{zc} \omega_z}, \quad (3)$$

где

$$\begin{aligned} -\overline{F_{yc} V_{yc}} = & \overline{m^* V_{yc} \frac{d(v_{nc} \cos \vartheta)}{dt}} + \frac{\rho S}{2} \left[\begin{aligned} &C_{y1}^{\alpha} \overline{v_{nc} V_{xc} V_{yc}} + \left(C_{y1}^{\dot{\alpha}} - \frac{2m^*}{\rho S b} \right) \overline{b \dot{v}_{nc} V_{yc} \cos \theta_c} - \\ &- C_{y1}^{\omega_z} \overline{\omega_z b V_{xc} V_{yc}} - C_{y1}^{\dot{\omega}_z} \overline{\dot{\omega}_z b^2 V_{yc} \cos \theta_c} \end{aligned} \right] + \\ & + \overline{X_{ic} V_{yc} \sin \vartheta} + \frac{\rho S U_c^2 V_{yc}}{2} C \sin \vartheta \end{aligned} \quad (4)$$

и

$$-\overline{M_{zc}\omega_z} = \frac{\rho S b}{2} \left[m_{z1}^{\alpha} \overline{\alpha_c \omega_z U_c^2} + m_{z1}^{\dot{\alpha}_c} \frac{\overline{\dot{\alpha}_c b \omega_z U_c^2}}{U_0} - m_{z1}^{\omega_z} \frac{\overline{\omega_z^2 b U_c^2}}{U_0} - m_{z1}^{\dot{\omega}_z} \frac{\overline{\dot{\omega}_z \omega_z b^2 U_c^2}}{U_0^2} \right], (5)$$

Здесь $m_{z1}^{\alpha}, m_{z1}^{\dot{\alpha}}, m_{z1}^{\omega_z}, m_{z1}^{\dot{\omega}_z}$ – коэффициенты вращательных производных момента [Белоцерковский, 1958].

Формулу (3) можно представить в виде суммы коэффициентов мощности:

$$C_P = \frac{2\overline{P_c}}{\rho S U_0^3} = C_{P1} + C_{P2} + C_{P3} + C_{P4} + C_{P5} + C_{P6} + C_{P7} + C_{P8} + C_{P9} + C_{P10} + C_{P11},$$

которые имеют вид:

$$C_{P1} = m^* \frac{(Sh_0)^2 g_0 X}{\rho S b} \left[\left(\frac{1}{\lambda_p} - g_0 \right) (1 - 0.375 g_0^2 + 0.109 g_0^4) - \frac{3 g_0^2}{4 \lambda_p} (1 - 0.416 g_0^2 + 0.107 g_0^4) - \right. \\ \left. - \frac{1}{\lambda_p} (1 - 0.375 g_0^2 + 0.026 g_0^4) + \frac{g_0^3}{4} (1 - 0.417 g_0^2 + 0.079 g_0^4) \right],$$

$$C_{P2} = C_{y1}^{\alpha} \left\{ \frac{1}{\lambda_p} \left(0.5 \left(\frac{1}{\lambda_p} - g_0 \right) - 0.188 g_0^2 \left(\frac{1}{\lambda_p} - 0.333 g_0 \right) + 0.013 g_0^4 \left(\frac{1}{\lambda_p} - 0.2 g_0 \right) \dots \right) + \right. \\ \left. + (Sh_0)^2 g_0^2 X^2 \left[0.5 + 0.0625 g_0^2 - 0.047 g_0^4 - 0.25 \frac{g_0}{\lambda_p} (1 - 0.332 g_0^2 + 0.08 g_0^4) \right] \right\},$$

$$C_{P3} = \left(C_{y1}^{\dot{\alpha}} - \frac{2m^*}{\rho S b} \right) (Sh_0)^2 g_0^2 X \left[\begin{aligned} &-0.5 + 0.1875 g_0^2 - 0.0547 g_0^4 + \\ &+ \frac{g_0}{\lambda_p} (-0.125 + 0.1146 g_0^2 - 0.029 g_0^4) \end{aligned} \right],$$

$$C_{P4} = -C_{y1}^{\omega_z} (Sh_0)^2 g_0^2 X \left[\begin{aligned} &0.5 - 0.0625 g_0^2 + 0.0052 g_0^4 - \\ &- \frac{g_0}{\lambda_p} (0.125 - 0.0104 g_0^2 + 0.0003 g_0^4) \end{aligned} \right],$$

$$C_{P5} = -C_{y1}^{\dot{\omega}_z} \left\{ - \frac{(Sh_0)^2 g_0}{\sqrt{2(2\lambda_p^2 + 1)}} \left[1 - \frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.1875}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.117}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{0.103}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] - \right. \\ \left. - \frac{2(Sh_0)^4 g_0^4 \lambda_p^2 X^2}{(2\lambda_p^2 + 1)} \left[0.1146 + \frac{0.0287}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + g_0^2 \left(-0.0104 + \frac{0.0026}{(2\lambda_p^2 + 1)} \right) \right] \right\},$$

$$C_{P6} = \frac{\pi g_0}{8} \left\{ \frac{3}{\lambda_p^2} \left[\frac{1}{2\lambda_p} (1 - 0.972g_0^2 + 0.371g_0^4) - g_0 (1 - 0.694g_0^2 + 0.184g_0^4) \right] + \right. \\ \left. + g_0^2 \left(\frac{3}{2\lambda_p} - (Sh_0)^2 g_0 X^2 \right) (1 - 0.417g_0^2 + 0.08g_0^4) + \right. \\ \left. + \frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X^2}{\lambda_p} (1.5 - 0.625g_0^2 + 0.16g_0^4) \right\},$$

$$C_{P000} = C \frac{g_0}{2\lambda_p} \left[\frac{3}{4\lambda_p^2} (1 - 0.417g_0^2 + 0.018g_0^4) + (1 - 0.125g_0^2 + 0.0052g_0^4) + (Sh)^2 g_0 X^2 \right],$$

$$C_{P8} = \frac{m_{z1}^\alpha (Sh_0)^2 g_0^2 (\sqrt{2\lambda_p^2 + 1}) X}{2\sqrt{2}\lambda_p} \left[1 - \frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0234}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right],$$

$$C_{P9} = A_0 \left\{ \begin{aligned} & (0.5 - 0.125g_0^2)(1 - g_0\lambda_p) \left[1 - \frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0146}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] - \\ & - 0.5(1 - g_0\lambda_p) \left[\frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0234}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{0.0085}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} \right] + \\ & + 0.125g_0^2(1 - g_0\lambda_p) \left[0.5 - \frac{0.0469}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0122}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] - \\ & - g_0^2(0.25 - 0.0208g_0^2) \left[0.5 - \frac{0.0156}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0024}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] - \\ & - \frac{2}{(2\lambda_p^2 + 1)} \left[\left(0.25 - 0.0625g_0^2 - \right. \right. \\ & \left. \left. - g_0\lambda_p(0.25 - 0.0208g_0^2) \right) \left(0.5 + \frac{0.0469}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} \right) \right] \end{aligned} \right\},$$

где $A_0 = \frac{m_{z1}^\alpha (Sh_0)^2 g_0 \sqrt{2\lambda_p^2 + 1}}{\sqrt{2}\lambda_p^2}.$

$$C_{P10} = -m_{z1}^{\omega_z} \frac{(Sh_0)^2 g_0^2}{2} \left[1 + \frac{1}{4\lambda_p^2} + \frac{3(Sh_0)^2 g_0^2 X^2}{4} \right],$$

$$C_{p11} = m_{z1}^{\dot{\omega}_z} \frac{\overline{\omega_z \dot{\omega}_z b^3 U_c^2}}{U_0^5} = m_{z1}^{\dot{\omega}_z} \frac{(Sh_0)^4 g_0^3 X}{2\lambda_p} \left[0.5 - 0.125 g_0^2 - \frac{g_0 \lambda_p}{2} \left(1 - \frac{g_0^2}{12} \right) \right].$$

Полученные формулы применены для оценки КПД хвостовой лопасти дельфина (*Tursiops truncatus*). Хвостовую лопасть моделировали прямоугольным и треугольным крыльями, имеющими удлинение 4, кинематические параметры которых совпадают с характеристиками лопасти (рис. 1, таблица). Значения присоединенных масс определены по методике, изложенной в работе [Белоцерковский, 1958]. Результаты оценок КПД приведены на рис. 2. Анализ результатов свидетельствует о том, что КПД треугольного крыла достигает 57%, а прямоугольного 64% (с учетом сопротивления трения и формы). Без учета сопротивления КПД достигает 90% (треугольное крыло) и 98 % (прямоугольное). Положение максимума КПД практически совпадает с положением задней кромки крыла. Реальное значение КПД хвостовой лопасти с учетом сопротивления может быть значительно выше полученных оценочных значений, так как лопасть дельфина обладает гибкостью. В работе [Prempraneerach et al., 2003] показано,

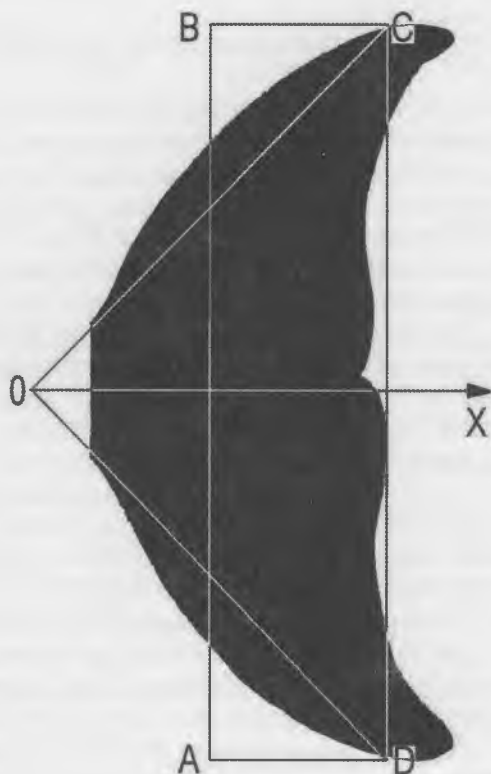


Рис. 1. Фотография хвостовой лопасти дельфина (*Tursiops truncatus*). Моделирующие крылья: прямоугольное ABCD и треугольное OCD (OX – осевая линия)

Таблица

Кинематические параметры крыльев, моделирующих хвостовую лопасть

Параметр	Прямоугольное	Треугольное
λ	4	4
$S, (м^2)$	0,063	0,063
$l, (м)$	0,25	0,25
$b, (м)$	0,126	0,252
$\vartheta_0, (рад)$	0,665	0,665
$\alpha_0, (рад)$	0,058	0,058
$U_0, (м/с)$	4,3	4,3
$f, (1/с)$	2,23	2,23
$h_0, (м)$	0,269	0,269
Re	541800	1083600
C_{y1}^{α}	3,421	3,2
$C_{y1}^{\dot{\alpha}}$	0,187	0,222
$C_{y1}^{\omega_z}$	0,919	1,204
$C_{y1}^{\dot{\omega}_z}$	-0,434	-0,107
m_{z1}^{α}	0,920	-0,1
$m_{z1}^{\dot{\alpha}}$	-0,313	-0,208
$m_{z1}^{\omega_z}$	-0,1196	-0,227
$m_{z1}^{\dot{\omega}_z}$	-0,172	-0,077
$m^*, (кг)$	5,09	6,23
Sh_0	0,41	0,82
λ_p	1,142	1,142
$2(C_f + C_{p0})$	0,0426	0,0436

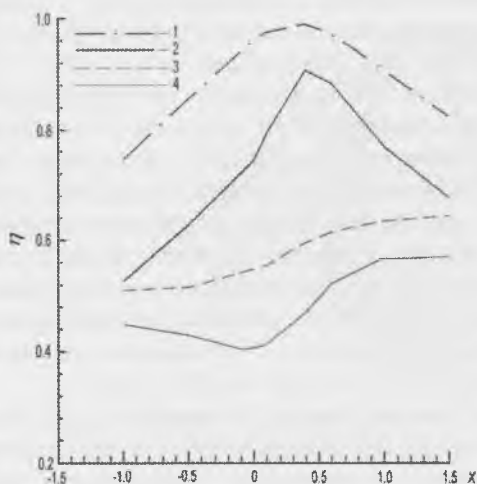


Рис. 2. Зависимость КПД жестких крыльев, моделирующих хвостовую лопасть дельфина, от положения оси вращения.

1, 2 — без учета сопротивления трения: 1 — прямоугольное, 2 — треугольное; 3, 4 — с учетом сопротивления трения: 3 — прямоугольное, 4 — треугольное

что гибкие крылья более эффективны, чем жесткие. КПД таких крыльев может достигать 87%.

Пути звукопроводения к органу слуха дельфинов

Пути звукопроводения к органу слуха у китообразных (китов и дельфинов) до сих пор не полностью установлены и являются предметом дискуссий. Обсуждение этой проблемы можно найти в ряде обзоров [Ketten, 1990, 1992a,б, 1997, 2000]. В результате адаптации к водным условиям обитания все отделы наружного, среднего и внутреннего уха китообразных претерпели существенные изменения по сравнению с таковыми у наземных млекопитающих. Пути звукопроводения к органу слуха, имеющиеся у наземных млекопитающих (через наружный слуховой проход и барабанную перепонку), не функционируют у китообразных. В соответствии с этим и барабанная перепонка у китообразных изменена: она утолщена, приобрела продолговатую коническую форму и не контактирует со слуховыми косточками среднего уха. Таким образом, ни наружный слуховой проход, ни барабанная перепонка не играют у китообразных ту же роль, что у наземных млекопитающих.

Среди гипотез, объясняющих механизмы звукопроводения у китообразных, наиболее популярна «нижнечелюстная» гипотеза [Norris, 1968, 1969, 1980]. Эта гипотеза основана на том факте, что нижняя челюсть зубатых китов и дельфинов имеет канал, заполненный жировой тканью, акустический импеданс которой близок к таковому морской воды [Varanasi, Malins, 1971, 1972]. Дистальный конец этого жирового тяжа контактирует с тонкой костной мембраной на наружной стороне нижней челюсти, а его проксимальный конец оканчивается вблизи барабанной кости, в которой расположено среднее ухо. «Нижнечелюстная» гипотеза звукопроводения предполагает, что звуки проникают в нижнечелюстной жировой канал через тонкую костную мембрану, и этот канал работает как специфический путь передачи звука к среднему уху. Участок наружной поверхности нижней

челюсти, через который звуки проникают в нижнечелюстной канал, получил название *акустического окна*.

Нижнечелюстная гипотеза звукопроводения подтверждалась многими данными. Регистрация слуховых вызванных потенциалов мозга [Bullock et al., 1968] и кохлеарных потенциалов действия [McCormick et al., 1970, 1980] показала, что минимальные пороги ответов наблюдаются в том случае, когда источник звуковых стимулов находится вблизи нижней челюсти. Аналогичные исследования с применением специального контактного источника звука показали, что при регистрации слуховых вызванных потенциалов (СВП) ствола мозга наибольшая чувствительность наблюдается при положении источника на наружной поверхности нижней челюсти [Möhl et al., 1999]. Была сделана попытка исследовать роль нижней челюсти дельфина в процессе эхолокации: наложение звукозаглушающей накладки на нижнюю челюсть ухудшало работу эхолокационного аппарата, что также рассматривалось как доказательство участия нижней челюсти в звукопроводении [Brill, 1988, 1991; Brill et al., 1988].

Однако не все экспериментальные данные удается объяснить одной только нижнечелюстной гипотезой. В частности, не укладывались в эту гипотезу результаты, полученные путем определения локализации у нескольких видов дельфинов участка звукоприема (акустического окна) на основании акустических задержек при различных положениях источника звукового стимула при регистрации слуховых вызванных потенциалов [Porov, Supin, 1990]. В этих исследованиях вычисление точки звукоприема указывало не на нижнюю челюсть, как можно было бы ожидать, исходя из нижнечелюстной гипотезы, а на более каудально расположенную точку в области барабанной кости. Эти результаты не должны быть интерпретированы как указывающие на восприятие звуков *только* через участок поверхности тела в районе барабанной кости, поскольку зависимость акустической задержки от положения источника звука была более сложной, чем должна была бы быть при наличии только одного окна звукоприема [Porov et al., 1992], но и одним нижнечелюстным окном результаты также не могли быть объяснены.

Дальнейшие свидетельства наличия нескольких звукоприемных окон на теле дельфинов были получены при измерении диаграмм направленности слуха (зависимость слухового порога от азимутального положения источника звука) методом слуховых вызванных потенциалов [Porov et al., 2006]. Полученные диаграммы направленности слуха демонстрировали два основных свойства: 1) с повышением частоты звукового стимула диаграмма направленности (луч приема) сужалась, а с понижением частоты – расширялась, и 2) направление на источник звука, при котором обнаруживается максимальная чувствительность (минимальный порог ответа), зависит от частоты стимула. При высоких частотах звукового стимула направление максимальной чувствительности близко к средней линии головы, тогда как при понижении частоты стимула направление максимальной чувствительности отклоняется от средней линии на величину до 15° (рис. 3).

Зависимость ширины луча приема от частоты стимула может быть объяснена общеизвестными физическими закономерностями: ширина диаграммы приема акустической апертуры зависит от соотношения размера апертуры и длины волны. Следовательно, при неизменном размере апертуры ее луч приема тем более узок, чем выше частота звука. Однако зависимость направления максимальной чувствительности от частоты звукового стимула не может быть объяснена с

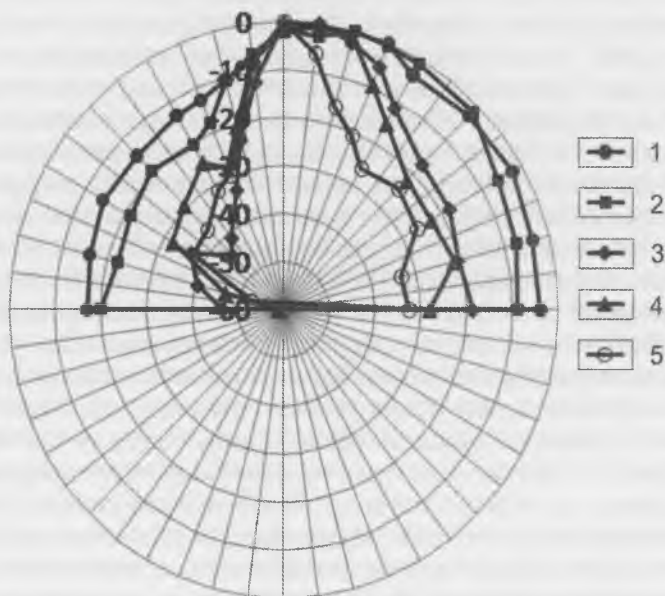


Рис. 3. Диаграммы направленности сухой чувствительности для правого уха дельфина афалина *Tursiops truncatus* при различных частотах стимуляции кГц: 1 – 18; 2 – 16; 3 – 32; 4 – 64; 5 – 128. Пороги указаны в дБ относительно минимального порога при данной частоте

позиции существования одной звукоприемной апертуры, поэтому данный факт представляет специальный интерес. В самом деле, хотя острота направленности приемной апертуры (ширина луча приема) зависит от частоты принимаемого звука, эффективность апертуры всегда максимальна при приходе звука в направлении оси апертуры, т.е. направление максимальной чувствительности не зависит от частоты. Наиболее логичное объяснение обнаруженного факта зависимости максимальной чувствительности от частоты состоит в том, что звукоприем происходит не через одну, а по крайней мере через две (возможно, больше) приемных апертур, имеющих разные направления осей и разные частотные характеристики: одна апертура чувствительна к более высоким частотам, и направление ее оси близко к средней линии головы; другая апертура чувствительна к более низким частотам, и ее ось заметно отклонена от средней линии головы. При такой организации звукоприемного аппарата переход от более высоких к более низким частотам приведет к тому, что функция звукоприема будет постепенно переходить от высокочастотной к низкочастотной апертуре, и соответственно этому направление максимальной чувствительности будет смещаться от оси высокочастотной апертуры (вдоль средней линии головы) к оси низкочастотной апертуры (отклоненной от средней линии).

Исходя из сказанного, следующим логичным шагом исследования должна быть попытка определить по возможности точно локализацию звукоприемных апертур

(акустических окон). Для этого был использован применявшийся уже ранее прием: вычисление положения акустического окна на основании акустических задержек при различных положениях источника звукового стимула. Измерение акустических задержек основывалось на измерении латентных периодов слуховых вызванных потенциалов (СВП). Предполагалось, что если условия эксперимента позволяют считать постоянным физиологический латентный период регистрируемых СВП, то изменения их задержки относительно стимула при изменении положения источника звука зависят только от акустической задержки, которая, в свою очередь, прямо пропорциональна расстоянию от источника сигнала до приемного окна. Зная скорость звука в воде, положения источника звука и акустические задержки при этих положениях, можно вычислить положение приемного окна.

В ранее выполненных работах [Porov, Supin, 1990; Porov et al., 1992] этот прием использовался для ответов на короткие широкополосные щелчки, что не позволяло выявить частотную специфику обнаруживаемых звукоприемных окон. Следовательно, для решения проблемы множественных акустических окон необходимо было использовать узкополосные стимулы различных частот.

Теоретически для локализации акустического окна достаточно измерить латентные периоды ответов при трех положениях источника звука. Однако точность измерения при этом была бы недостаточной для надежной локализации, поскольку изменения акустической задержки могут происходить в диапазоне не более десятков микросекунд; эти небольшие изменения могут быть сопоставимы с точностью измерения задержек СВП и случайными флуктуациями собственного (физиологического) латентного периода СВП.

Повысить точность можно, измеряя латентные периоды СВП при большом количестве положений источника звука и сопоставляя все полученные данные. Мы использовали схему эксперимента, при которой источник звука перемещался по окружности с центром в некоторой известной точке. Если положение акустического окна совпадает с центром окружности, то акустическая задержка должна оставаться постоянной при перемещении источника звука. Если же акустическое окно находится на некотором расстоянии от референтной точки (центра окружности), то акустическая задержка меняется в зависимости от азимутального положения источника звука. Этих данных достаточно, чтобы рассчитать положение акустического окна относительно референтной точки, причем локализации его оказывается достаточно точной, если синусоида, аппроксимирующая зависимость акустической задержки от азимута, вычислена по большому количеству точек.

Для дальнейшего повышения точности вычисления все измерения могут быть проведены при разных положениях референтной точки (центра окружности). При этом вычисления должны указывать на разные положения акустического окна относительно референтных точек, но при наложении всех позиций на тело животного все оценки положения акустического окна должны удовлетворительно совпасть.

Наконец, необходимо внести коррекцию на возможные изменения физиологического латентного периода СВП, чтобы учесть только те изменения, которые обусловлены акустической задержкой. Чувствительность слуха зависит от азимутального положения источника звука, поэтому при изменении положения источника может меняться амплитуда СВП, а это, в свою очередь, ведет к изменению физиологического латентного периода (чем больше амплитуда, тем короче латентный период). Для компенсации этого эффекта измеряется зависимость

латентного периода от амплитуды СВП, и соответствующая коррекция вносится в расчет акустической задержки.

Все рассмотренные выше условия были учтены при проведении измерений, выполненных на дельфине афалине *Tursiops truncatus*. Для измерений животное помещалось в мелководный бассейн диаметром 6 м, а радиус окружности, по которой перемещался источник звука, составлял 1,2 м. Таким образом, расстояние от источника звука до стенок бассейна составляло 1,8 м. Благодаря этому, звук, отраженный от стенок бассейна, запаздывал относительно звука, прямо приходящего от источника к голове животного, не меньше чем на 2,4 что позволяло разделять характеристики ответов, вызванных прямым и отраженным от стенок бассейна звуком, и учитывать латентный период только «прямого» ответа. Звуковыми стимулами служили короткие тональные посылки с частотой заполнения от 8 до 128 кГц и с огибающей, содержащей 8 циклов несущей частоты. Такие сигналы имели достаточно узкую полосу частот, $\pm 0,25$ от центральной частоты, что позволяло измерять положение акустического окна для определенной звуковой частоты. Все измерения повторялись при четырех положениях референтной точки, служившей центром окружности, по которой перемещался источник звука: конец мелона и каудальнее расположенные точки на средней линии головы с шагом 12,5 см.

В обобщенном виде все результаты представлены на рис. 4 как положение всех вычисленных точек приема относительно дорзальной проекции головы (хотя все точки условно показаны на правой стороне, они получены усреднением данных как для правой, так и для левой стороны). Оказалось, что все оценки положений акустического окна распадаются в зависимости от частоты тестирующего

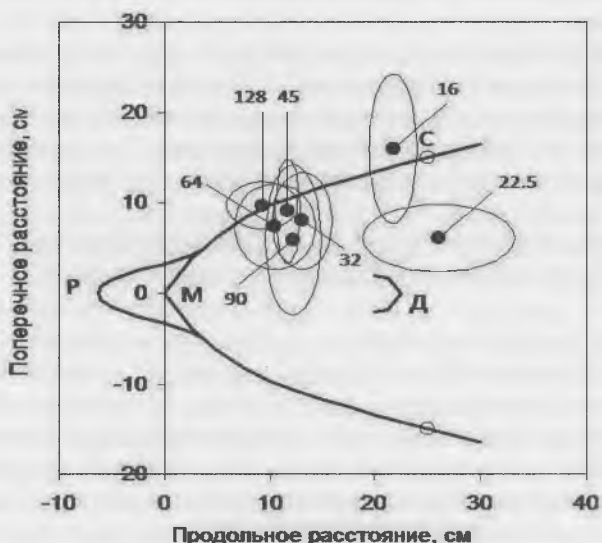


Рис. 4. Положения звукоприемных точек, для частот от 16 до 128 кГц, наложенные на дорзальную проекцию головы дельфина. Каждая точка – усреднение четырех положений, найденных при четырех разных референтных точках. Эллипсы – зоны стандартных отклонений. М – конец мелона, Д – дыхало, С – выход слухового прохода

звукового сигнала на две группы. В каждой из этих групп зоны стандартных отклонений перекрываются, но они не перекрываются между группами. В первую группу попадают оценки положений акустического окна для всех относительно высоких частот – от 32 до 128 кГц, они расположены в зоне от 9,3 до 13,1 см каудальнее конца мелона. Этот участок хорошо соответствует положению мандибулярного акустического окна, как оно было определено в предшествующих исследованиях. Во вторую группу попадают точки, полученные при низких частотах стимуляции – 16 и 22,5 кГц, они расположены на участке от 21,7 до 26 см каудальнее конца мелона – в этой области расположены наружный слуховой проход и слуховая булла.

Таким образом, можно считать установленным наличие, по меньшей мере, двух зон звукоприема (акустических окон) слуховой системы дельфинов, причем эти акустические окна имеют разные положения на поверхности головы животного (о чем свидетельствуют данные локализации зон звукоприема по акустическим задержкам), разные частотные характеристики (о чем свидетельствует зависимость положения точки приема от частоты звукового сигнала) и разные направления оси эквивалентной апертуры (о чем свидетельствует зависимость оси диаграммы направленности от частоты). Ростральнее расположенное акустическое окно более чувствительно к высокочастотным (32 кГц и выше) звукам, и направление оси его эквивалентной апертуры близко к средней линии головы. Это окно хорошо соответствует нижнечелюстному акустическому окну. Каудальнее расположенное акустическое окно более чувствительно к низкочастотным (ниже 32 кГц) звукам, и ось его эквивалентной апертуры заметно отклонена от средней линии головы. Морфологическим субстратом для этого акустического окна могут быть дополнительные тяжи «акустического жира», описанные морфологически [Ketten, 2000].

Результатом такой организации звукоприемных структур у дельфинов может быть то, что воспринимаемый спектральный рисунок широкополосных звуковых сигналов («внутренний спектр») зависит от направления на источник звука. Это создает дополнительные возможности как для точной локализации источников звука, так и для различения звуковых сигналов от разных источников.

Функционально-структурные адаптации систем электросигнализации слабозлектрических рыб

Пресноводные слабозлектрические рыбы двух континентов (Южная Америка – группа Gymnotoidei и Африка – отряд Mormyriiformes) обладают уникальным приемо-передающим комплексом, позволяющим, используя проводящие свойства окружающей среды, обеспечивать выполнение целого ряда функциональных задач этологического плана. Этот комплекс представляет собой сеть высокоспециализированных приемников слабых электрических сигналов – *электрорецепторов*, покрывающую значительную часть тела рыбы, и специальные источники электрических сигналов – *электрические органы*, способные к генерации исключительно разнообразных по форме, спектральному составу и т.п. разрядов. Решаемые с помощью этого комплекса задачи можно объединить в две группы: электросигнализация, т.е. использование электрических разрядов в качестве «языка» при коммуникации, полового маркера, территориальной метки и т.д., и электролокация – восприятие и оценка искажений собственного электрического поля, вызванных близлежащими предметами. Таким образом,

разряды электрических органов *Mormyriiformes* (тип разряда – пульсирующий) и *Gymnotoidei* (разряды квазисинусоидального или волнового типа) несут в себе не столько энергетическую, сколько информационную нагрузку — это либо символы определенного социального поведения, либо характеристики структуры окружающего тело рыбы пространства.

Три основных структурно-функциональных типа адаптации коэволюционно образовались у слабозлектрических рыб и создали необходимые условия для успешного взаимодействия обеих составляющих комплекса.

Очевидно, что одновременное выполнение и электрокоммуникационной, и электролокационной функций требует, в первую очередь, высокого уровня специализации воспринимающих электрическую информацию систем.

Электрорецепторы эволюционно произошли из органов боковой линии и делятся на две основные группы. К первой группе относятся ампулы Лоренцини и ампулярные рецепторы многих неэлектрических и электрических видов рыб, участвующие, главным образом, в системе обнаружения внешних электрических полей, не связанных своим происхождением с работой электрических органов (так называемая пассивная электроориентация). Вторую группу составляют так называемые фазные электрорецепторы, работающие исключительно в комплексе с электрическими органами и не обнаруживаемые у неэлектрических пресноводных и морских рыб.

Фазные электрорецепторы подразделяются на несколько различных типов, терминология которых сильно запутана и в настоящее время окончательно не установилась. Без ущерба для понимания работы этих рецепторов в электролокационных и коммуникационных комплексах представляется достаточным разделить их на следующие типы: 1) «М-единицы» (*Marker*) дают один спайк – «метку» с очень короткой латентностью при превышении входным сигналом определенного порога; 2) «В-единицы» (*Burst* – залп) — рецепторы, которые на каждый разряд собственного электрического органа или на внешний стимул отвечают залпом спайков, причем интенсивность раздражения кодируется как числом импульсов в залпе, так и его длительностью); 3) «Т-единицы» — рецепторы, отвечающие на каждый цикл разряда электрического органа или на внешнее раздражение одиночным спайком на афферентном волокне, причем латентность (*Time*) его появления определяется интенсивностью стимула; 4) «Р-единицы» – рецепторы, использующие вероятностный (*Probability*) способ кодирования входного электрического сигнала (импульс – только один – возникает на афферентном волокне с определенной вероятностью, зависящей от интенсивности стимула). Рецепторы типа «М» и «В» обнаружены у мормирид и гимнотид с пульсирующим характером разряда электрического органа, а типа «Т» и «Р» присущи электрическим рыбам с разрядами квазисинусоидального типа (волновыми) (рис. 5).

Помимо вышесказанного, электрорецепторы слабозлектрических рыб обладают свойствами активных частотных фильтров следующих основных групп: 1) высокочувствительные узкополосные рецепторы, настроенные на частоту, близкую к частоте срабатывания электрического органа (у волновых видов) или к основной составляющей спектра разряда (у пульсирующих видов); 2) широкополосные, чувствительные в некотором диапазоне частот; 3) рецепторы-фильтры с очень низким порогом в области нижних частот. Частотно-зависимыми в той или иной степени и модификации являются все электрорецепторы и волновых и пульсирующих видов слабозлектрических рыб.

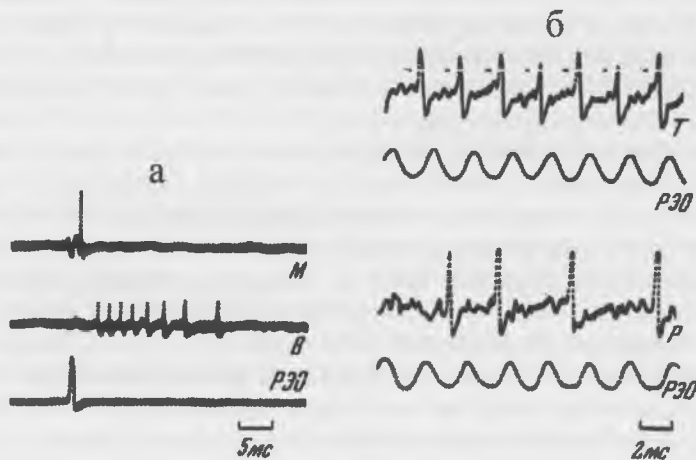


Рис. 5. Ответы различных типов фазных рецепторов на разряд собственного электрического органа. а – разряд пульсирующего типа (мормириды), б – разряд волнового типа (гимнотиды). М, В, Т, Р – ответы рецепторов соответствующих типов

Подобное разнообразие свойств и типов рецепторов и их многочисленность дает возможность эффективного кодирования входных сигналов и последующей их передачи по нервным путям в центральную нервную систему. Результатом является построение в мозге картины «электровидения» окружающей среды (электролокация) и распознавание сигналов от рыб конспецифических и симпатрических видов (электросигнализация).

Так же как и электрорецепция, электрические органы мормирид и гимнотид развивались у представителей этих групп независимо и, по-видимому, параллельно с эволюцией систем электровосприятия. Во многих экспериментальных работах отмечается огромное разнообразие электрических разрядов у слабоэлектрических рыб. Так, у пульсирующих мормирид длительность отдельного импульса (в зависимости от конкретного вида) может составлять от 200 мксек до 1,5 мсек, а частота квазисинусоидальных сигналов гимнотид варьирует в диапазоне от нескольких герц до 2 килогерц. Следует отметить, что если бы электрокоммуникация была единственной функцией, выполняемой электрогенераторными и рецепторными системами рыб, наблюдаемое разнообразие типов разрядов электрического органа (РЭО) по характеру электрогенерации (пульсирующие и волновые), по спектральному составу отдельного импульса и т.п. было бы далеко не столь многообразным. Однако главной особенностью работы комплекса этих двух систем у слабоэлектрических рыб является их одновременное участие и в коммуникации, и в электролокации. Именно благодаря этому развились настолько уникальные типы адаптации как избирательных свойств электрорецепторной системы, так и формы, структуры и характера разрядов электрических органов.

Такой важнейший фактор, как – совместное существование в единой экологической нише, обеспечил эволюционные адаптации слабоэлектрических рыб, выразившиеся, в частности, в том, что симпатрические виды рыб двух географически удаленных континентов – Африки и Южной Америки

(замечательный пример конвергентной эволюции) занимают различные диапазоны частот для целей электросигнализации и локации. На рис. 6 представлен пример распределения характеристик разрядов 5-ти совместно обитающих

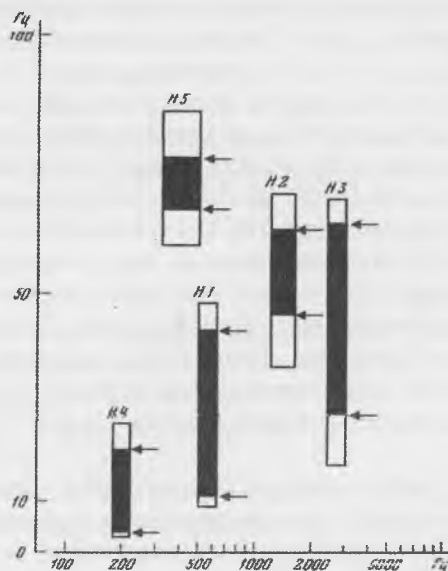


Рис. 6. Распределение частотных диапазонов и пика энергетического спектра разрядов 5 симпатрических видов гимнотид Нуроротус реки Риу-Негру (Бразилия). Ширина столбца — стандартное отклонение от среднего значения пика энергетического спектра; стрелками отмечены границы частоты разрядов; H, 1–H, 5 — различные виды Нуроротус

представителей гимнотид рода *Нуроротус*. Заметно, что РЭО рыб каждого вида занимают свой характерный диапазон генерируемых частот.

Одним из наиболее ярко проявляющихся у слабозлектрических рыб адаптационных приспособлений к окружающему «электрическому шуму» от симпатрических особей является так называемая реакция избегания помех (РИП). Сущность ее (для волновых видов) состоит в следующем. Если вблизи рыбы, частота разряда электрического органа которой f_1 , появляется электрический сигнал (искусственного происхождения или от другой рыбы) с частотой f_2 , близкой к f_1 , то животное отвечает сдвигом частоты в сторону, увеличивающую разность $\Delta f = f_2 - f_1$. Социальное значение этой реакции очевидно: сдвигая частоту работы своего собственного электрического органа, рыба избегает подавления электрорецепторных каналов шумом от постороннего источника.

В определенном смысле противоположным РИП и не имеющим пока функционального объяснения оказался эффект исключительно точной фазовой «привязки» разрядов двух высокочастотных электрических рыб. Оказалось, что эти рыбы синхронизируют частоту импульсации своего электрического органа с сигналом, отличающимся на несколько сотен герц от ее собственного. Электрическая активность рыбы подстраивается таким образом, что обе частоты оказываются высшими гармониками общей основной частоты, причем

фазовая взаимосвязь поддерживается минутами с чрезвычайной точностью (до микросекунд!).

У слабозлектрических рыб с пульсирующим характером разряда РИП также имеет место, хотя ее выражение носит несколько иной характер. Вероятность ухудшения электролокации у двух близко расположенных рыб пропорциональна произведению $f_1 x f_2 x d_1 x d_2$, где f_1, f_2 – средние частоты импульсации, а d_1, d_2 – длительности отдельного импульса у каждой из рыб с пульсирующим типом разряда. Можно было бы полагать, что избавлением от помех должно стать снижение средней частоты импульсации с тем, чтобы вероятность совпадения во времени двух импульсов («собственного» и «постороннего») стала меньше. Однако такой способ ухудшает свойства электролокационной системы, поскольку она основана на сравнении интенсивности двух последовательных импульсов и, следовательно, работает тем точнее, чем выше частота их следования. РИП состоит в ускорении или замедлении средней частоты РЭО обеих рыб, с тем, чтобы избежать совпадения их разрядов. Итак, РИП есть выработанный в процессе эволюции способ минимизации влияния, оказываемого электрическими разрядами конспецифических и симпатрических особей на работу электролокационной системы.

Из изложенного выше становится очевидной противоречивость задач, стоящих перед системой «электрические органы–электрорецепторы». Действительно, восприятие электрических разрядов от конспецифичных особей требует высокой чувствительности электрорецепторов, с тем, чтобы улавливать и распознавать слабые сигналы. С другой стороны, та же электросенсорная система постоянно «оглушается» электрическими разрядами собственного электрического органа, которые создают на рецепторах падение напряжения, во много раз превышающее напряжение электрокоммуникационных сигналов. Для успешного одновременного выполнения задач электролокации и коммуникации у слабозлектрических рыб выработался ряд высокоспециализированных форм адаптации, затрагивающих, как было показано выше, не только структуру разряда и организацию периферического рецепторного аппарата, но и пути распространения афферентной импульсации, центры ее обработки в различных отделах головного мозга и связь этих отделов со структурами, управляющими электрическими разрядами.

Эти центры (командный центр запуска электрических разрядов и центр электросенсорики) расположены на уровне продолговатого мозга и связаны между собой сложнейшей нейрональной сетью, обеспечивающей как прием сигналов, так и формирование адекватных команд на запуск РЭО в нужные моменты времени. Помимо этого, в работе всего комплекса принимают участие также нейроны среднего мозга и мозжечка. Каким образом происходит одновременное успешное выполнение задач электролокации и коммуникации можно пояснить следующим упрощенным образом.

В момент передачи сигнала из командного центра на генерацию РЭО по нейронным сетям синхронно передается команда на блокирование центров обработки слабых (электрокоммуникационных) от периферических рецепторов. Таким образом, во время действия собственного РЭО центральные отделы электросенсорики обрабатывают информацию, поступающую исключительно от рецепторов, настроенных на прием электролокационных сигналов. Напротив, в перерывах между работой электрического органа каналы передачи сигналов от слабых источников разблокируются, и решаются электрокоммуникационные

задачи (распознавание их принадлежности к представителям своего или «чужого» вида, характер сигнализации. и т. п.). Подобного рода функционально-структурные адаптации эволюционировали не только в центральной нервной системе слабозлектрических рыб с пульсирующим характером РЭО, к которым и относится вышеописанный механизм, но также и в многочисленной группе рыб Южной Америки с волновым типом РЭО. В последнем случае, однако, внутринеуральная обработка сигналов от рецепторов существенно усложнена по сравнению с мормиридами, тем не менее процесс разделения функций и в этом случае прекрасно адаптирован к решению различных этологических задач с использованием электрического канала.

Литература

- Белоцерковский С.М. О коэффициентах вращательных производных // Труды ЦАГИ. Вып. 725. Аэродинамика неустановившихся движений. Под ред. Белоцерковского С.М. М.: Изд-во Оборонной промышленности. 1958. С. 3–28.
- Белоцерковский С.М., Скрипач Б.К., Табачников В.Г. Крыло в нестационарном потоке газа. 1971. М. Наука. 767 с.
- Зайцев А.А., Федотов А.А. Обтекание идеальной несжимаемой жидкостью тонкого крыла конечного размаха, колеблющегося с большой амплитудой // Известия АН СССР. Механика жидкости и газа. 1986. № 5. С. 75–82.
- Пушков С.Г., Романенко Е.В. Гидродинамические силы, действующие на жесткое крыло при его движении с большими амплитудами поперечных и угловых колебаний // Успехи современной биологии. 2000. Т.120. № 2. С. 207–216.
- Пушков С.Г., Романенко Е.В., Лопатин В.Н. Гидродинамические силы, развиваемые крылом, при различных положениях оси его вращения. Тяга при гармоническом угле атаки // Успехи современной биологии. 2006. Т.126. № 3. С. 305–311.
- Романенко Е.В. Гидродинамика рыб и дельфинов. М.: КМК, 2001. 412 с.
- Романенко Е.В., Пушков С.Г. О положении оси вращения и угле атаки хвостовой лопасти дельфина // Успехи современной биологии. 1997. Т. 117. Вып. 4. С. 496–504.
- Романенко Е.В., Пушков С.Г., Лопатин В.Н. Гидродинамические силы, развиваемые крылом, при различных положениях оси его вращения. Тяга при гармоническом законе угловых колебаний // Успехи современной биологии, 2005. Т.125. № 5. С. 478–483.
- Романенко Е.В., Пушков С.Г., Лопатин В.Н. Гидродинамические силы, развиваемые крылом, при различных положениях оси его вращения. Тяга при гармоническом изменении углов наклона и атаки // Успехи современной биологии. 2007. Т.127. № 3. С. 299–304.
- Шеховцов А.В. Нелинейная математическая модель работы хвостового плавника дельфина // Прикладна гідромеханіка. 1999. Том 1(73). № 2. С. 71–88.
- Brill R.L. The jaw-hearing dolphin: preliminary behavioral and acoustical evidence. In: Animal Sonar: Processes and Performance, Eds. P.E. Nachtigall and P.W.B. Moore. New York: Plenum. 1988. P. 281–287.
- Brill R.L. The effect of attenuating returning echolocation signals at the lower jaw of a dolphin (*Tursiops truncatus*) // J. Acoust. Soc. Am. 1991. V. 89. P. 2851–2857.
- Brill R.L., Sevenich, M.L., Sullivan, T.J. Behavioral evidence for hearing through the lower jaw by an echolocating dolphin, *Tursiops truncatus* // Marine Mammal Sci. 1988. Vol. 4. P. 223–230.
- Bullock T.H., Grinnell A.D., Ikezono F. Electrophysiological studies of the central auditory mechanisms in cetaceans // Z. Vergl. Physiol. 1968. V. 59. P. 117–156.

Fish F.F., Rohr J.J. Review of Dolphin Hydrodynamics and Swimming Performance // Technical Report 1801. Space and Naval Warfare Systems Center. San Diego. CA 92152-5001. August 1999.

Ketten D.R. Three-dimensional reconstructions of the dolphin ear. In: *Sensory Abilities of Cetaceans. Laboratory and Field Evidence*, Eds. J.A. Thomas and R.A. Kastelein. New York: Plenum. 1990. P. 81-105.

Ketten D.R. The cetacean ear: Form, frequency, and evolution. In: *Marine Mammal Sensory Systems*. Eds. J.A. Thomas, R.A. Kastelein, and A.Ya. Supin. New York: Plenum. 1992a. P. 53-75.

Ketten D.R. The marine mammal ear: Specialization for aquatic audition and echolocation. In: *The Evolutionary Biology of Hearing*. Eds. D. Webster, R.R. Fay, and A.N. Popper. New York: Springer. 1992b. P. 717-754.

Ketten D.R. Structure and function in whale ears // *Bioacoustics*. 1997. №8. P. 103-135.

Ketten D.R. Cetacean ears. In: *Hearing by Whales and Dolphins*. Eds. W.W.L. Au, A.N. Popper and R.R. Fay. New York: Springer. 2000. P. 43-108.

McCormick J.G., Wever E.G., Palin G., Ridgway S.H. Sound conduction in the dolphin ear // *J. Acoust. Soc. Am.* 1970. V. 48. P. 1418-1428.

McCormick J.G., Wever E.G., Ridgway S.H., Palin G. Sound reception in the porpoise as it relates to echolocation. In: *Animal Sonar Systems*, Eds. R.G. Busnel and J.F. Fish. New York: Plenum. 1980. P. 449-467.

Möhl B., Au W.W.L., Pawloski J., Nachtigall P.E. Dolphin hearing: Relative sensitivity as a function of point of application of a contact sound source in the jaw and head region. *J. Acoust. Soc. Am.* 1999. V. 105. P. 3421-3424.

Norris K.S. The evolution of acoustic mechanisms in odontocete cetaceans. In: *Evolution and Environment*. Eds. E.T. Drake. New Haven: Yale Univ. 1968. P. 297-324.

Norris K.S. The echolocation of marine mammals. In: *The Biology of Marine Mammals*. Eds. H.J. Andersen. New York: Academic. 1969. P. 391-424.

Norris K.S. Peripheral sound processing in odontocetes. In: *Animal Sonar System*. Eds. R.G. Busnel and J.F. Fish. New York: Plenum. 1980. P. 495-509.

Popov V.V., Supin A.Ya. Localization of the acoustic window at the dolphin's head. In: *Sensory Abilities of Cetaceans: Laboratory and Field Evidence*. Eds. J.A. Thomas and R.A. Kastelein. New York: Plenum. 1990. P. 417-426.

Popov V.V., Supin A.Ya., Klishin V.O. Electrophysiological study of sound conduction in dolphins. In: *Marine Mammal Sensory Systems*. Eds. J.A. Thomas, R.A. Kastelein and A.Ya. Supin. New York: Plenum. 1992. P. 269-276.

Popov V.V., Supin A.Ya., Klishin V.O., Bulgakova T.N. Monaural and binaural hearing directivity in the bottlenose dolphin: Evoked-potential study // *J. Acoust. Soc. Am.* 2006. № 119. P. 636-644.

Prempraneerach P., Hover F.S., Triantafyllou, M.S. The effect of chordwise flexibility on the thrust and efficiency of a flapping foil. // 13th Int. Symp. Unmanned Untethered Submersible Techn., Durham, NH. Aug. 24-27. 2003. P. 137-148.

Romanenko E.V. Fish and Dolphin Swimming. Sofia-Moscow. PENSOFT, 2002. 430 p.

Varanasi U., Malins D.C. Unique lipids of the porpoise (*Tursiops gilli*): Difference in triacylglycerols and wax esters of acoustic (mandibular and melon) and blubber tissues // *Biochim. Biophys. Acta* 1971. V. 23. P. 415-418.

Varanasi U., Malins, D.C. Triacylglycerols characteristics of porpoise acoustic tissues: Molecular structures of diisovaleroylglycerides // *Science* 1972. V. 176. P. 926-928.