

ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ОКЕАНОВ И МОРЕЙ

~~~~~ В двух книгах

ГЛАВНЫЙ РЕДАКТОР  
академик Н.П. ЛАВЕРОВ

Книга 2



МОСКВА НАУКА 2006

## **Особенности работы сигнальных и двигательных комплексов водных животных**

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

### **Слуховая система**

#### **Анатомические адаптации**

Слуховая система китообразных глубоко адаптирована к условиям подводного слуха, в то же время сохраняя особенности, обусловленные ее происхождением от слуховой системы наземных млекопитающих. Прежде всего эта адаптация проявляется в анатомической организации наружного, среднего и внутреннего уха. Эта организация изменена таким образом, чтобы обеспечить эффективное восприятие звука не в низкоимпедансной среде (воздухе), как у наземных млекопитающих, а в высокоимпедансной среде – воде. Наружное ухо утратило характерные для воздушного слуха звукопроводящие пути (ушная раковина отсутствует, наружный слуховой проход закрыт). В соответствии с этим барабанная перепонка не функционирует как звукоприемная мембрана: она сильно утолщена и не способна к высокочастотной вибрации.

Тем не менее слуховые косточки среднего уха (которые у наземных млекопитающих служат для передачи сигнала от барабанной перепонки к внутреннему уху) присутствуют у китообразных, но они существенно отличаются от таковых у наземных млекопитающих. Молоточек не соединяется с барабанной перепонкой, утратившей свои звукоприемные функции, а вместо этого через вновь сформированный отросток – *processus gracilis* – соединен с тонкой костной стенкой полости среднего уха – тимпанальной пластинкой. Эта костная пластинка становится функциональным заменителем барабанной перепонки – она работает как звукоприемная мембрана, чувствительная к колебаниям звукового давления, и ее входной акустический импеданс хорошо соответствует относительно высокому импедансу воды (Nummela et al., 1999 a, b). Дальше воспринятые молоточком колебания передаются к внутреннему уху обычным путем – через наковальню и стремечко, основание которого, вибрируя, заставляет колебаться мембрану овального окна, откуда эти колебания передаются во внутреннее ухо.

Существенно модифицирована, по сравнению с наземными млекопитающими, базилярная мембрана внутреннего уха китообразных: она приспособлена к восприятию значительно более высоких частот. Для этого мембрана стала узкой и утолщенной в базальной части (Ketten, 1992 a,b).

## Вызванные потенциалы как инструмент исследования функций слуховой системы китообразных

При исследованиях слуха китообразных этические и экономические соображения не позволяют использовать обширный арсенал физиологических методов исследования, которые в той или иной степени приводят к травматизации животных или создают риск гибели (внутричерепная регистрация электрической активности мозга, микроэлектродная регистрация активности нейронов, хирургические вмешательства и др.). Одним из немногих доступных методов остается неинвазивная регистрация вызванных потенциалов – электрических реакций мозга на сенсорные стимулы.

У китообразных описано несколько типов слуховых вызванных потенциалов (СВП) как при инвазивной (интракраниальной), так и при неинвазивной (от поверхности тела) регистрации. При интракраниальной регистрации слуховые вызванные потенциалы были зарегистрированы на нескольких уровнях слуховой системы от ствола мозга до слуховой коры (Bullock et al., 1968; Попов, Супин, 1976 а,б; Воронов, Стосман, 1977). Что касается неинвазивно регистрируемых СВП, из них наиболее изучен и широко используется коротколатентный стволотмозговой вызванный потенциал (КСВП) (Попов, Супин, 1985; Popov, Supin, 1990a, b) (рис. 1). Вследствие сильного развития слуховых центров мозга амплитуда КСВП у китообразных в несколько раз выше, чем у других млекопитающих и человека при аналогичных условиях отведения. Другой тип неинвазивно регистрируемых СВП – вызванный потенциал слуховой коры мозга.

Различные участки слухового частотного диапазона вносят неодинаковый вклад в генерацию КСВП: высокие частоты намного более эффективны в этом отношении, чем низкие частоты (Popov, Supin, 2000). Поэтому КСВП наиболее удобен для изучения слуховых процессов в высокочастотном диапазоне. Однако и относительно низкочастотные звуки способны вызывать КСВП достаточно большой амплитуды, так что этот вид вызванных потенциалов в принципе может быть использован для изучения слуховых механизмов во всем частотном диапазоне слуха китообразных.

### Чувствительность и частотный диапазон слуха китообразных

Метод вызванных потенциалов позволил изучить ряд фундаментальных характеристик слуха зубатых китообразных (зубатых китов, дельфинов и морских свиней). Прежде всего были установлены пределы чувствительности и частотный диапазон слуха ряда видов. До начала этого комплекса исследований психофизические измерения уже дали сведения о характеристиках слуха нескольких видов. Было известно, что все зубатые китообразные имеют широкий частотный диапазон слуха (более 100 кГц) и высокую чувствительность (абсолютные пороги 40–60 дБ относительно 1 мкПа) на час-

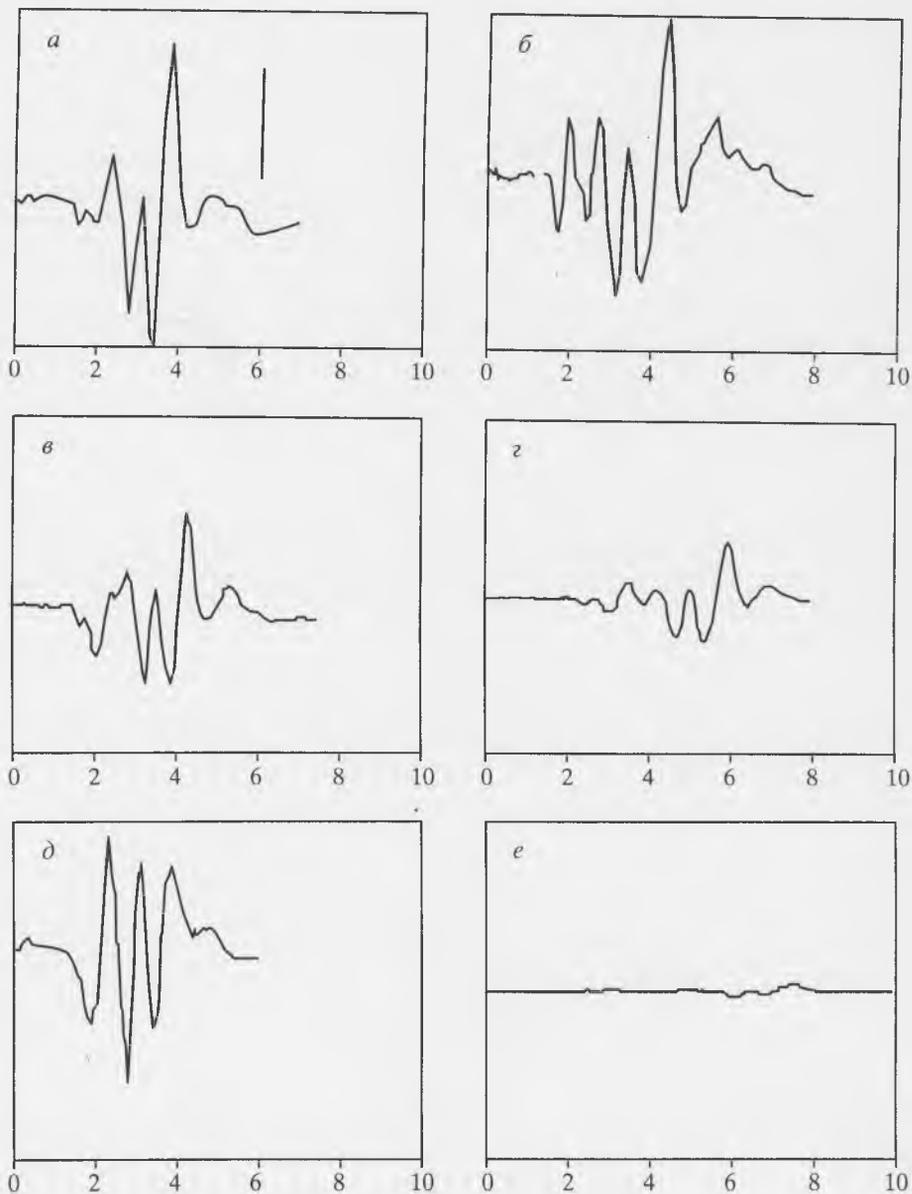
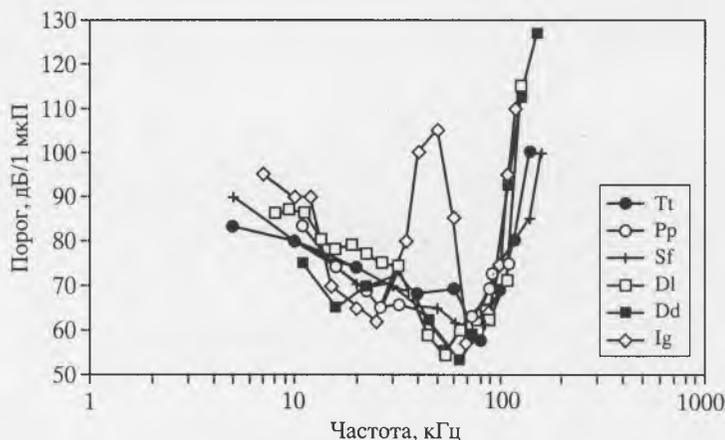


Рис. 1. Типичные формы КСВП у нескольких видов китообразных

а: морская свинья *Phocoena phocoena*; б: амазонский дельфин *Inia geoffrensis*; в: афалина (бутылконосый дельфин) *Tursiops truncatus*; г: белуха *Delphinapterus leucas*. д: белобочка (обыкновенный дельфин) *Delphinus delphis*; е: косатка *Orcinus orca*. Калибровка (на а) 10 мкВ для всех записей

татах порядка нескольких десятков кГц (обзор: Au, 1993). Эти результаты были подтверждены и расширены при использовании КСВП для измерения абсолютных слуховых порогов: на существенно большем количестве видов было показано, что частотный диапазон слуха может превосходить 150 кГц, а пороги могут быть не выше 40 дБ относительно 1 мкПа (обзор: Supin et al., 2001) (рис. 2).



**Рис. 2.** Аудиограммы нескольких видов китообразных, полученные методом вызванных потенциалов

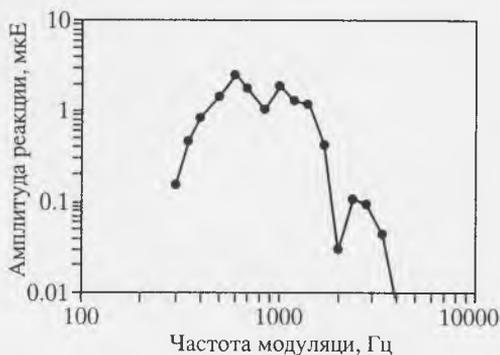
Tt – афалина (бутылконосый дельфин) *Tursiops truncatus*; Pp – морская свинья *Phocoena phocoena*; Sf – соталия *Sotalia fluviatilis*; Dl – белуха *Delphinapterus leucas*; Dd – белобочка (обыкновенный дельфин) *Delphinus delphis*; Ig – амазонский дельфин *Inia geoffrensis*

### Временное разрешение слуховой системы

Имевшиеся психофизические исследования временного разрешения слуховой системы китообразных давали противоречивые результаты: время интегрирования оценивалось от сотен миллисекунд в экспериментах с временной суммацией (Johnson, 1968) до сотен микросекунд в экспериментах с прямой и обратной маскировкой (Moore et al., 1984; Au et al., 1988) и частотной суммацией (Вельмин, Дубровский, 1975; Dubrovskiy, 1990). Исследования, проведенные методом вызванных потенциалов, позволили во многом прояснить ситуацию.

Эксперименты с временной суммацией (Popov, Supin, 1990a; Supin, Popov, 1995b) показали, что как амплитуда, так и порог КСВП зависят от длительности звукового стимула в диапазоне приблизительно до 0.5 мс. Эксперименты с исследованием циклов восстановления КСВП при парных стимулах с короткими интервалами (Супин, Попов, 1985; Popov, Supin, 1990a; Supin, Popov, 1995c) показали, что повторный КСВП появляется при столь коротких интервалах, как 200–300 мкс, хотя полное восстановление амплитуды ответов требует интервалов до 2–10 мс и более (в зависимости от интенсивности стимулов). Сogласующиеся результаты были получены и с использованием другого теста на временную разрешающую способность: обнаружение короткой паузы в шуме. Такой звуковой сигнал вызывал КСВП при длительности паузы менее миллисекунды, а порог составлял около 100 мкс (Supin, Popov, 1995b; Popov, Supin, 1997).

На основании этих данных была вычислена временная передаточная функция слуховой системы дельфинов, для чего была применена модель с нелинейной (квазилогарифмической) характеристикой вход–выход. Вычисленная временная передаточная функция имела начальную фазу с быстрым спадом (приблизительно 300 мкс до уровня –3 дБ) и последующую фазу медлен-



**Рис. 3.** Частотно-модуляционная передаточная функция слуховой системы дельфина афалины, полученная по показателю амплитуды реакции следования огибающей

цими и частично перекрывающимися друг с другом КСВП – реакция следования огибающей (PCO). Зависимость амплитуды PCO от частоты модуляции тона может быть принята в качестве частотно-модуляционной передаточной функции (МПФ). МПФ слуховой системы дельфинов, измеренная таким способом, выглядит как характеристика фильтра нижних частот с частотой среза (на уровне 0.1) около 1700 Гц (Dolphin, 1995; Dolphin et al., 1995; Supin, Popov, 1995a) (рис. 3). Такая частота среза соответствует времени интегрирования около 300 мкс.

Таким образом, все использованные тесты дают приблизительно одинаковую оценку временной разрешающей способности слуховой системы дельфинов – порядка 300 мкс во временной шкале, что соответствует приблизительно 1700 Гц в частотной шкале. Это исключительно высокая разрешающая способность: для сравнения у человека аналогичный показатель составляет 7–10 мс или 50–70 Гц.

### Частотная селективность слуха китообразных

В литературе описаны несколько попыток измерить остроту частотной селективности слуха дельфинов психофизическим методом (Johnson, 1971; Johnson et al., 1989; Thomas et al., 1990; Au, Moore, 1990). Для этого использовались экспериментальные схемы критических отношений, критических полос и тональной маскировки. Результаты характеризовались большим разбросом и не позволили составить определенное представление об остроте частотной селективности.

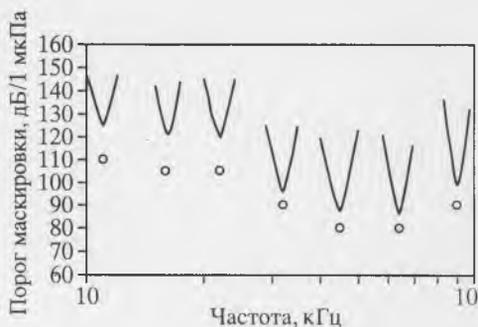
Более определенные данные были получены электрофизиологическим методом – путем определения частотно-зависимых порогов тональной маскировки КСВП и PCO (Supin et al., 1993; Popov et al., 1995; Klishin et al., 2000). Полученные кривые частотной настройки характеризовались очень высокой остротой в основном на высоких звуковых частотах: эквивалентная прямоугольная добротность  $Q_{ER}$  (отношение центральной частоты к эквива-

ного спада с крутизной порядка 35–40 дБ/декада. Эквивалентная прямоугольная длительность такой функции составляет около 300 мкс. Модель хорошо объяснила экспериментальные данные, полученные при различных формах экспериментов – как с временной суммацией, так и с парными стимулами.

Другой способ измерения временной разрешающей способности слуховой системы – использование ритмических сигналов в виде тонов, синусоидально модулированных по амплитуде. Такие стимулы вызывают ритмическую реакцию, составленную последовательно возникающими

**Рис. 4.** Семейство кривых тональной маскировки в слуховой системе дельфина афалины, полученные по показателю порогов маскировки реакции следования огибающей

Приведенные кривые – аппроксимация экспериментальных данных (порогов маскировки как функции частоты тонального маскиера) функцией скругленной экспоненты (гоех-функция). Символы под вершинами кривых – частота и интенсивность тест-сигнала для каждой кривой



лентной прямоугольной ширине фильтра) до 35, а  $Q_{10}$  (добротность, оцененная по ширине настроечной кривой на уровне 10 дБ от пика) до 18 (рис. 4). Измерения, выполненные по другой экспериментальной схеме – маскировка с шумом со спектральной прорезью переменной ширины, – дали аналогичные результаты:  $Q_{ER}$  до 35 (Pоров et al., 1997). Эти значения в несколько раз превышают показатели частотной селективности у человека. В соответствии с такими высокими показателями частотной селективности оказались очень низкими и пороги частотного различения (способность воспринимать небольшие сдвиги частоты чистого тона) – до 0.1% (Supin, Pоров, 2000).

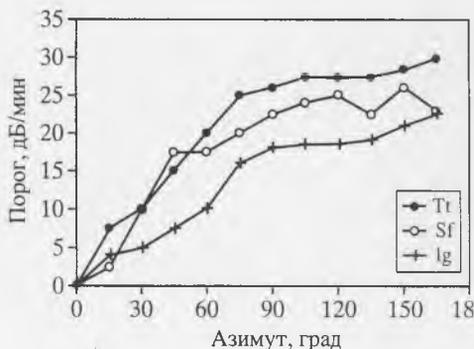
### Дирекциональная избирательность

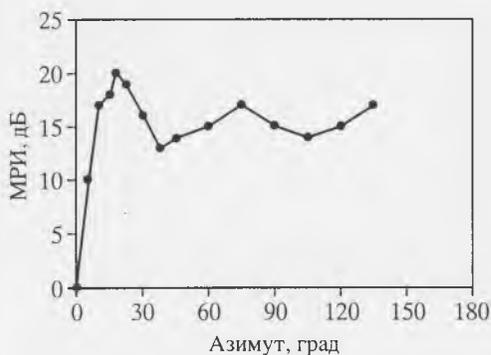
Попытки психофизического измерения дирекциональной избирательности слуховой системы китообразных осуществлялись косвенными методами как зависимость порога маскировки от углового расстояния между источниками маскирующего и тестового звуков (Зайцева и др., 1975; Au, Moore, 1984; Dubrovskiy, 1990). Оценки ширины приемного луча, полученные таким способом, сильно варьировали. Минимальный различимый угол между источниками звука оценивался более чем  $3^\circ$ .

Метод вызванных потенциалов позволил выполнить прямые измерения дирекциональной избирательности как зависимости порога возникновения КСВП от азимутального положения источника звука (Попов, Супин, 1988; Pоров, Supin, 1990b; Klishin et al., 2000). Ширина луча приема, определенная таким способом, варьировала от  $\pm 6$  до  $\pm 11^\circ$  у разных видов китообразных (рис. 5).

**Рис. 5.** Диаграммы ориентационной избирательности нескольких видов дельфинов (зависимость порога от азимутального положения источника звука)

Tt – афалина (бутылконосый дельфин) *Tursiops truncatus*; Sf – соталия *Sotalia fluviatilis*; Ig – амазонский дельфин *Inia geoffrensis*





**Рис. 6.** Зависимость междушной разности интенсивности (МРИ) от азимутального положения источника звука у амазонского речного дельфина

ной локализации источника звука. Эта разность доходила до 20 дБ при азимутах положения источника звука всего лишь 10–15° (рис. 6). В этом диапазоне азимутов крутизна зависимости междушной разности интенсивностей от положения источника звука доходила, таким образом, до 2 дБ/град. При пороге различения междушной разности интенсивностей порядка 1 дБ, возможно, таким образом, локализовать положение источника звука с точностью порядка 0.5° — исключительно высокая точность по сравнению с большинством других млекопитающих и человеком.

## Зрительная система

Обитание на границе двух сред — воды, среды с высоким коэффициентом преломления света, и воздуха — среды с низким коэффициентом преломления — существенно повлияло на макроанатомию глаза китообразных. Геометрия глаза характеризуется центральной симметрией: центр полусферического глазного бокала совпадает с центром сферического хрусталика. Сильно выпуклый, практически сферический хрусталик обеспечивает эмметропию под водой, где практически не происходит преломления света на границе вода–роговица (Kröger, Kirschfeld, 1994). Однако на воздухе, где добавляется рефракция на поверхности роговицы, возможна значительная миопия (Dral, 1972; Dawson et al., 1987). Аккомодация осуществляется не изменением формы хрусталика, как у наземных млекопитающих, а аксиальным смещением хрусталика (Dral, 1972; Dawson et al., 1987b).

Возможность воздушной миопии устраняется несколькими морфологическими особенностями. Сокращение зрачка происходит таким образом, что создается U-образная щель, а при дальнейшем сокращении она распадается на два точечных отверстия, расположенных против периферийных частей роговицы (Dawson et al., 1979; Hergman et al., 1975). Роговица против этих отверстий имеет значительно меньшую кривизну, чем в центре (Dawson et al., 1987), что минимизирует воздушную миопию.

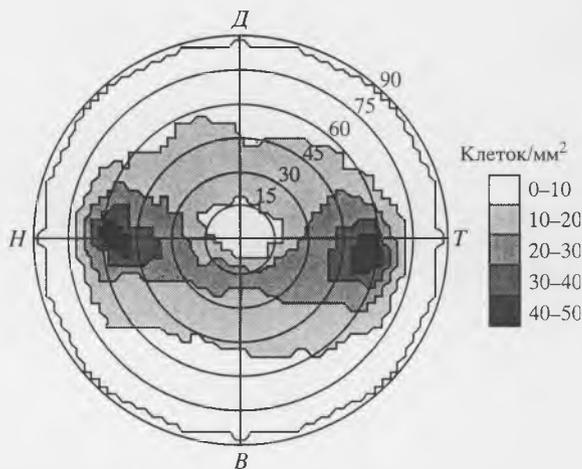
Сетчатка глаза содержит преимущественно палочковые фоторецепторы и лишь в небольшом количестве колбочковые. Характерной особенностью

Техника регистрации КСВП раздельно от правого и левого уха позволила также измерить диаграмму дирекциональной селективности для каждого уха — правого и левого — раздельно (Supin et al., 1991; Popov, Supin, 1992). Оказалось, что направление наибольшей чувствительности для каждого уха отклонено от средней линии на величину порядка 10°.

Раздельное измерение диаграмм направленности для правого и левого уха позволило также оценить междушную разность интенсивностей, которая является одним из ключевых признаков для бинауральной

**Рис. 7.** Распределение плотности ганглиозных клеток в сетчатке дельфина афалины

Плотность указана в количестве клеток на единицу телесного угла слоя зрения (град<sup>2</sup>) плотностью штриховки в соответствии со шкалой справа. Координаты сетчатки указаны в градусах поля зрения. Т – темпоральный (височный) полюс сетчатки; Н – назальный полюс; Д – дорсальный; В – вентральный полюсы

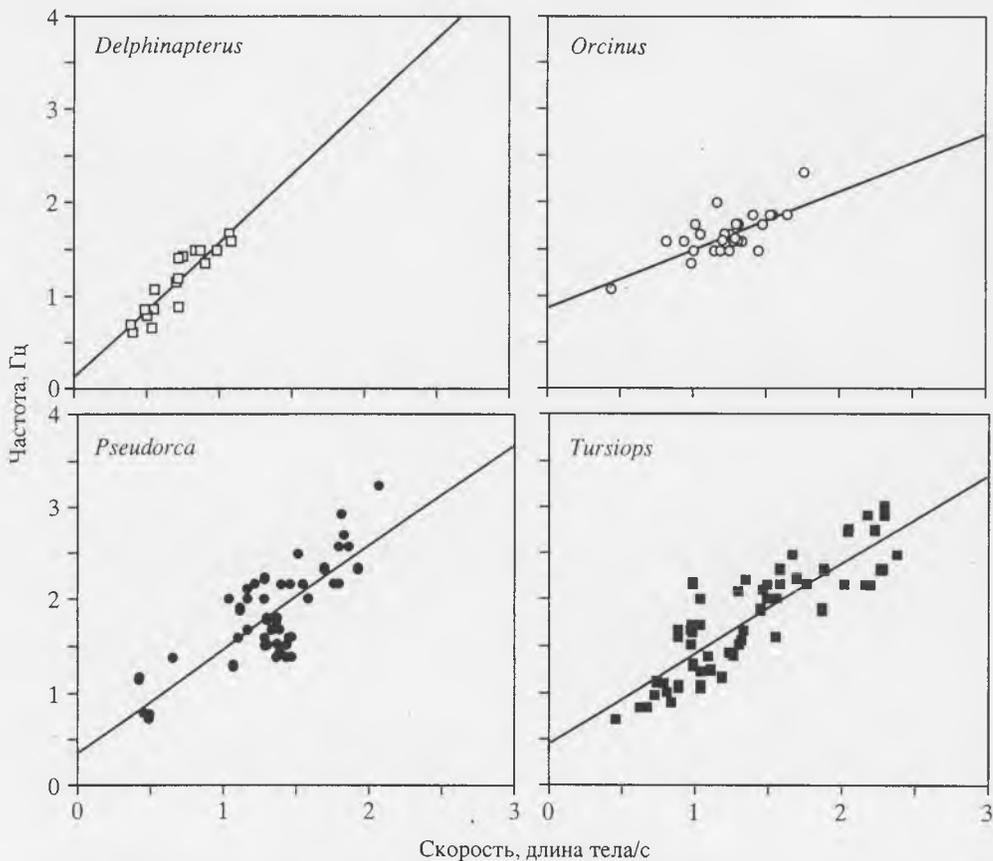


сетчатки является большой размер ганглиозных клеток, разделенных большими межклеточными пространствами. Топографическое распределение ганглиозных клеток сетчатки китообразных имеет характерную особенность, не встречающуюся у других млекопитающих: в ней присутствуют не одна, а две зоны высокой концентрации ганглиозных клеток (зоны наилучшего видения). Они расположены в височной и назальной частях сетчатки (Dral, 1983, 1975, 1977; Масс, 1993; Mass, Supin, 1986, 1995a,b; Murayama et al., 1995) (рис. 7). Такое расположение зон наилучшего видения – напротив точечных отверстий, образующихся при сужении зрачка и областей роговицы с малой кривизной – обеспечивает минимизацию воздушной миопии именно для зон высокого разрешения сетчатки, создавая, таким образом, достаточно высокую остроту зрения как в воде, так и в воздухе. Две зоны наилучшего видения – назальная и височная – по-разному используются при подводном и надводном зрении: в воздухе максимально используется височная зона, под водой – обе зоны. Острота зрения в зонах наилучшего видения у морских дельфинов составляет 9–12 угловых минут; у пресноводных дельфинов, обитающих в мутной воде, она существенно снижена.

### **Состояние исследований кинематики хвостовой лопасти дельфина**

Экспериментальные исследования кинематики хвостовой лопасти

Западные ученые и ученые США значительно (на 20–30 лет) отстают от российских и украинских ученых в исследовании кинематики дельфинов вообще, и в частности кинематики хвостовой лопасти. Новым в исследовании зарубежных ученых является расширение числа изучаемых видов. В технических отчетах Центра военных космических и морских систем (Space and Naval Warfare Systems Center, San Diego) (Rohg и др. 1998; Fish и др., 1999) приведены экспериментальные данные по исследованию ряда кинематических параметров хвостовой лопасти четырех видов атлантических дельфинов



**Рис. 8.** Частота колебаний хвостовой лопасти в зависимости от скорости плавания

(*Delphinapterus*, *Orcinus*, *Pseudorca* и *Tursiops*). В нашей стране исследованы черноморские виды (*Tursiops*, *Delphinus delphis*, *Phocaena phocaena*) (Каян, 1979; Каян, Пятецкий, 1977, 1978).

Авторы отчетов (Rohg и др., 1998; Fish и др., 1999) измеряли частоту биений хвоста, амплитуду, угол наклона лопасти к горизонтальной оси и угол атаки в зависимости от скорости плавания животных.

На рис. 8 приведен результат изменения частоты колебаний хвостовой лопасти четырех видов дельфинов, плывущих прямолинейно, от скорости плавания, выраженной в длинах тела в секунду. Сплошными линиями показаны линии регрессии, усредняющие экспериментальные данные. Приведенные данные для *Tursiops* хорошо согласуются с данными (Каян, 1979; Каян, Пятецкий, 1977, 1978), полученными в бывшем СССР в начале 70-х годов прошлого века.

На рис. 9 приведены результаты изменения амплитуд колебаний хвостовой лопасти тех же видов дельфинов в зависимости от скорости плавания. У большинства изученных видов амплитуда колебаний хвоста практически не зависит от скорости плавания и составляет около 20% длины тела. Лишь у *Delphinapterus* амплитуда уменьшается с увеличением скорости.

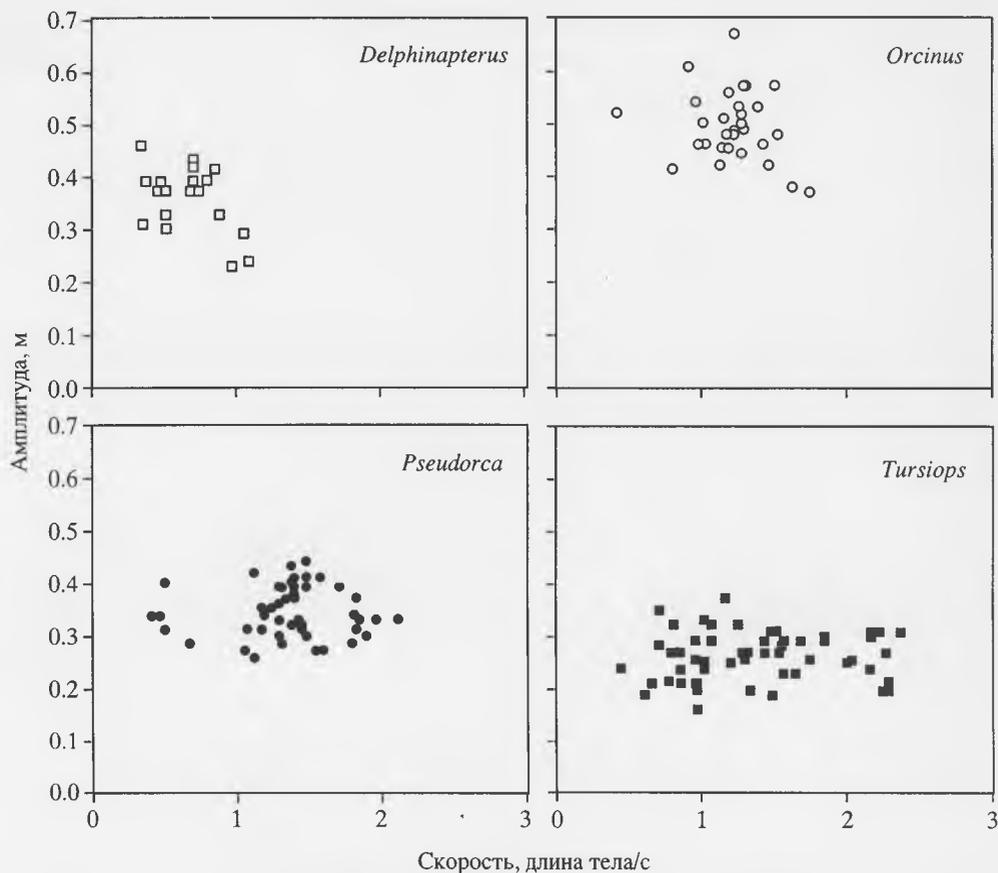


Рис. 9. Амплитуды колебаний хвостовой лопасти в зависимости от скорости плавания

На рис. 10 приведены данные об угле наклона лопасти к горизонтальной оси в зависимости от скорости плавания. Абсолютные значения для дельфина *Tursiops* заключены в пределах  $33\text{--}40^\circ$ . Эти результаты хорошо согласуются с нашими данными (Романенко, 2001; Romanenko, 2002).

Рис. 11 иллюстрирует результаты измерения максимальных значений углов атаки хвостовой лопасти дельфина *Tursiops truncatus*. Эти данные не совсем корректны. Не имеет смысла акцентировать внимание на максимальных значениях углов атаки, которые появляются главным образом в моменты перекладки крыла. Рабочие значения углов атаки соответствуют максимальным значениям скорости движения лопасти сверху вниз и снизу вверх, а также максимальным значениям углов наклона лопасти к горизонтальной оси. А в эти моменты угол атаки близок к минимальным значениям ( $2\text{--}4^\circ$ ). Это обстоятельство иллюстрирует рис. 12, взятый из нашей работы (Романенко, 2001).

Аналогичные результаты можно наблюдать на рис. 13, взятом из отчета (Fish et al., 1999), где показаны значения углов наклона лопасти и атаки. Видно, что углы атаки, соответствующие максимальной скорости движения лопасти и максимальным углам наклона лопасти, минимальны, на что авторы отчета не обратили внимания (рис. 13).

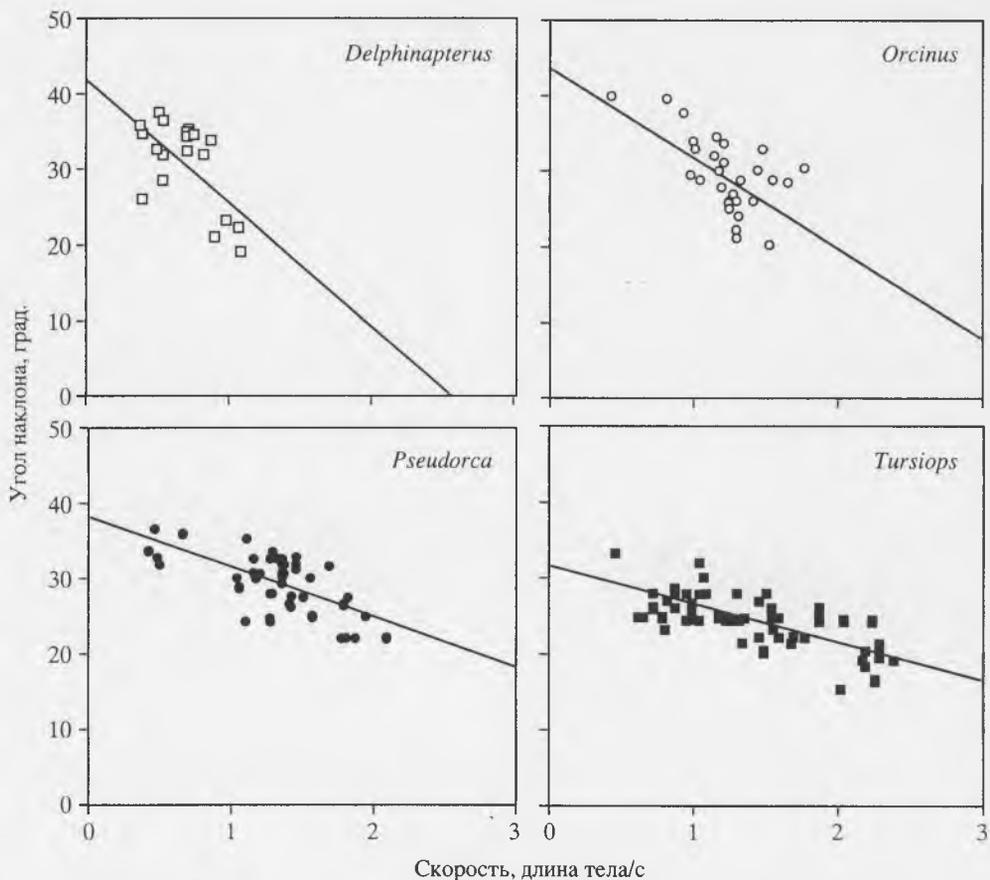


Рис. 10. Углы наклона лопасти к горизонтальной оси

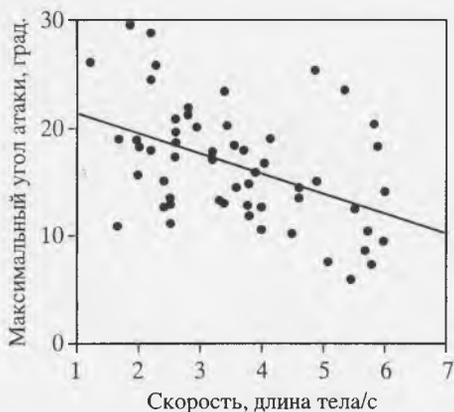


Рис. 11. Максимальные значения углов атаки хвостовой лопасти дельфина *Tursiops truncatus* в зависимости от скорости плавания

В работе (Fish et al., 1999) оценен усредненный по 14 видам коэффициент полезного действия движителя дельфина, который оказался близок к 90%. Там же представлены интересные результаты вычисления чисел Струхаля для четырех видов дельфинов по экспериментальным данным ( $Sh = \frac{\omega b}{U}$ , здесь  $\omega$  – круговая частота,  $b$  – хорда крыла,  $U$  – скорость плавания) (рис. 14).

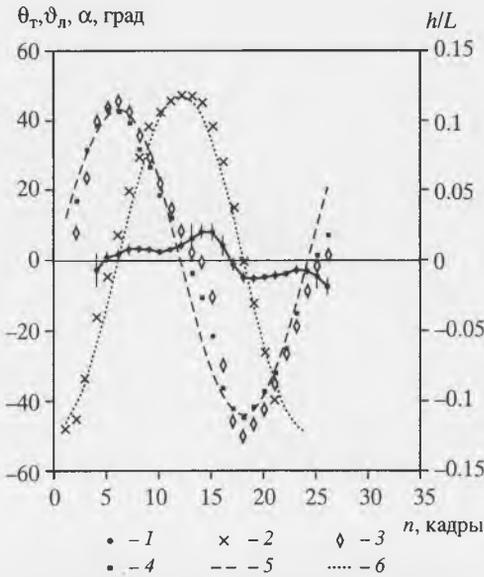


Рис. 12. Сводные данные результатов измерений углов атаки (1), амплитудной функции (2), функции угла наклона траектории (3) и функции угла наклона лопасти (4) к горизонтальной оси в зависимости от времени

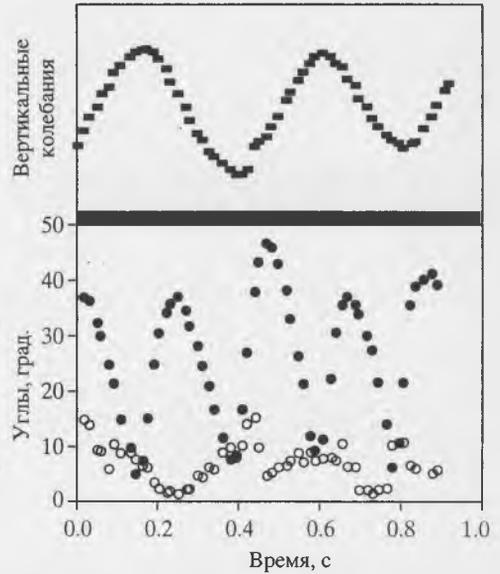


Рис. 13. Скорость вертикальных колебаний, углы наклона лопасти и атаки в зависимости от времени

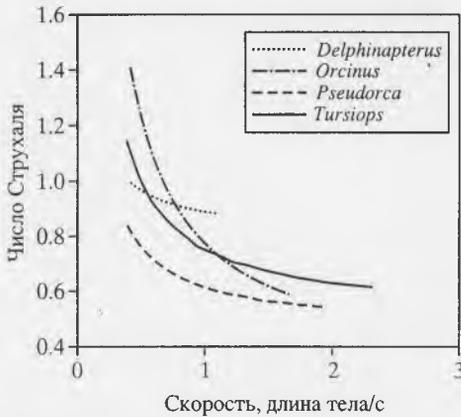


Рис. 14. Числа Струхали для четырех видов дельфинов

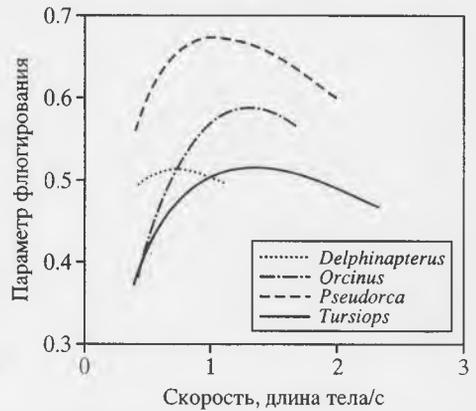


Рис. 15. Параметр флюгирования в зависимости от скорости плавания

Видно, что числа Струхали уменьшаются с ростом скорости. Иначе ведет себя рассчитанный параметр флюгирования  $\theta = \frac{U\vartheta}{\omega h}$ . (Здесь  $\vartheta$  – угол наклона хвостовой лопасти к горизонтальной оси,  $h$  – амплитуда колебаний). Эти данные иллюстрирует рис. 15. Однако следует заметить, что значения, представленные на рис. 16, явно занижены. Дело в том, что в расчетной формуле, которая справедлива лишь для малых углов, следует использовать не угол наклона лопасти  $\vartheta$ , а  $\text{tg}\vartheta$ , так как угол уже нельзя считать малым.

## Теоретическое и экспериментальное моделирование

Очень важным является круг вопросов, связанных с теоретическим и экспериментальным моделированием работы хвостовой лопасти дельфина. До недавнего времени рассматривали главным образом малоамплитудные модели (Романенко, 2001; Romanenko, 2002). В последние годы появилось несколько теоретических моделей (двумерных и трехмерных), учитывающих большую амплитуду линейных и угловых колебаний крыла, а также положение оси его вращения. Чаще всего лопасть дельфина моделируют жестким крылом (Зайцев, Федотов, 1986; Anderson и др., 1998; Шеховцов, 1999; Романенко, 2001; Romanenko, 2002; Романенко и др., 2005).

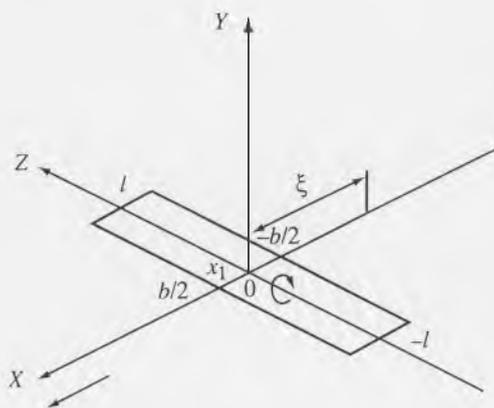


Рис. 16. Схема, поясняющая постановку задачи

В работах (Зайцев, Федотов, 1986; Anderson и др., 1998; Шеховцов, 1999) описаны нелинейные численные (компьютерные) модели, основным недостатком которых является то, что они не дают расчетных формул, которые позволили бы всем желающим проводить оперативные оценки гидродинамических сил, развиваемых крылом. Математическая модель, лишенная этого основного недостатка, разработана и представлена в работах (Романенко, 2001; Romanenko, 2002; Романенко и др., 2005). Эта модель позволяет получить не очень сложные расчетные формулы, ко-

торые позволяют вычислять гидродинамические силы, развиваемые крылом в широком диапазоне кинематических параметров.

На рис. 16 приведена схема, поясняющая постановку задачи. В системе координат OXYZ, движущейся в направлении оси OX с постоянной скоростью  $U_0$ , движение крыла задано периодическим законом  $y_1 = a \sin \omega t$  колебаний точки  $x_1$  и законом изменения угла наклона плоскости крыла к оси OX  $\vartheta = \vartheta_1 \cos \omega t$ .

Подробное описание модели приведено в работах (Романенко, 2001; Romanenko, 2002; Романенко и др., 2005). Здесь мы приведем основные расчетные формулы.

Тяга крыла:

$$\bar{T}_c = \frac{\rho S}{2} \times \left\{ \begin{array}{l} C_y^\alpha \overline{v_{nc} V_{yc}} + b \left( C_y^\alpha - \frac{2m^*}{\rho S b} \right) \overline{\dot{v}_{nc} \sin \theta_c} - C_y^{\dot{\omega}_z} b^2 \overline{\dot{\omega}_z \sin \theta_c} - b C_y^{\omega_z} \overline{\omega_z V_{yc}} - \frac{\pi}{2} \overline{v_{nc}^2 \cos \vartheta} \\ - C_p \overline{U_c^2 \cos \vartheta} \end{array} \right\} \quad (1)$$

Здесь и далее  $T_c$  – тяга,  $m^*$  – присоединенная масса крыла,  $v_{nc}$  – нормальная скорость,  $\rho$  – плотность среды,  $\theta_c$  – угол между набегающим на крыло

потоком и горизонтальной осью,  $C_p$  – коэффициент сопротивления формы крыла,  $U_c$  – мгновенная скорость потока, набегающего на крыло,  $b$  – хорда крыла,  $S$  – его площадь (одной стороны).  $C_y^\alpha, C_y^{\alpha'}, C_y^{\omega_z}, C_y^{\omega_z'}$  – аэродинамические производные (Белоцерковский, 1958). Наличие индекса «с» у некоторых величин означает, что эти величины пересчитаны к центру крыла.

Входящие в формулу (1) усредненные величины имеют вид:

$$\overline{v_{nc} V_{yc}} = \overline{v_n V_y} + A. \quad (2)$$

$$\overline{v_n V_y} = U_0^2 \frac{1}{\lambda_p} \left[ \frac{1}{2} \left( \frac{1}{\lambda_p} - \vartheta_1 \right) - \frac{3}{8} \frac{\vartheta_1^2}{2!} \left( \frac{1}{\lambda_p} - \frac{1}{3} \vartheta_1 \right) + \right. \\ \left. + \frac{5}{16} \frac{\vartheta_1^4}{4!} \left( \frac{1}{\lambda_p} - \frac{1}{5} \vartheta_1 \right) - \frac{35}{128} \frac{\vartheta_1^6}{6!} \left( \frac{1}{\lambda_p} - \frac{1}{7} \vartheta_1 \right) + \dots \right], \quad (3)$$

$$\overline{b \dot{v}_{nc} \sin \theta_c} = -(b/x)A \quad (4)$$

$$\overline{b^2 \dot{\omega}_z \sin \theta_c} = -(b^2/x^2)A, \quad (5)$$

$$\overline{b \omega_z V_{yc}} = (b/x)A, \quad (6)$$

$$\overline{v_{nc}^2 \cos \vartheta} = \overline{v_n^2 \cos \vartheta} + A, \quad (7)$$

$$\overline{v_n^2 \cos \vartheta} = \frac{1}{2} U_0^2 \left[ \left( \frac{1}{\lambda_p} - \vartheta_1 \right)^2 - \frac{9}{8} \vartheta_1^2 \left( \frac{1}{\lambda_p^2} - \frac{14}{9} \frac{\vartheta_1}{\lambda_p} + \frac{5}{9} \vartheta_1^2 \right) + \right. \\ \left. + \frac{15}{32} \vartheta_1^4 \left( \frac{1}{\lambda_p^2} - \frac{10}{9} \frac{\vartheta_1}{\lambda_p} + \frac{7}{27} \vartheta_1^2 \right) - \frac{35}{1024} \vartheta_1^6 \left( \frac{1}{\lambda_p} - \frac{1}{3} \vartheta_1 \right)^2 \right], \quad (8)$$

$$\overline{U_c^2 \cos \vartheta} = \overline{U^2 \cos \vartheta} + A, \quad (9)$$

$$\overline{U^2 \cos \vartheta} = U_0^2 \left( 1 + \frac{1}{2\lambda_p^2} - \frac{3\vartheta_1^2}{16\lambda_p^2} - \frac{\vartheta_1^2}{4} \right). \quad (10)$$

В приведенных выражениях

$$A = \frac{\vartheta_1^2 U_0^2 (Sh)^2 x^2}{2b^2} \left[ 1 - \frac{\vartheta_1^2}{8} \left( 1 - \frac{\vartheta_1^2}{24} \right) \right], \quad (11)$$

$Sh = \omega b / U_0$  – число Струхаля,  $\lambda_p = U_0 / \omega a$ ,  $x$  – расстояние оси вращения от центра крыла.

Присоединенная масса крыла бесконечного размаха на единицу длины вычисляется по формуле

$$m^* = \rho \pi b^2 / 4, \quad (12)$$

прямоугольного крыла

$$m^* \approx 0.9 \rho l (\pi b^2 / 2), \quad (13)$$

треугольного крыла (Романенко, 2001; Romanenko, 2002)

$$m^* = \rho \pi b^2 l / 6 \quad (14)$$

В работе (Романенко и др., 2005) приведены результаты сравнения расчетов коэффициента тяги по приведенным формулам с результатами малоамплитудных теорий и экспериментов.

Здесь же мы приведем сравнение наших расчетов с результатами экспериментального и теоретического исследования прямоугольного жесткого крыла с удлинением, равным 6, совершающего линейные и угловые колебания большой амплитуды (Anderson et al., 1998). На рис. 17 представлены данные из упомянутой работы. На том же графике представлены и наши расчеты. Кривая (2) построена для бесконечного крыла, кривая (3) – для крыла с удлинением 4. Дело в том, что значений гидродинамических производных для крыла с удлинением 6 в литературе нет. Видно, что наши данные неплохо согласуются с теоретическими и экспериментальными данными авторов работы.



**Рис. 17.** Коэффициент тяги  $C_T$  в зависимости от параметра  $k = \omega c / 2U$ , где  $\omega = 2\pi f$  – частота колебаний крыла,  $c$  – хорда,  $U$  – скорость набегающего потока

Теоретические зависимости: линейная теория (1) и нелинейная (о). Эксперимент (x). Наша теория для крыла с удлинением, равным 4 (3), и для бесконечного крыла (2)

## Системы электрогенерации и электрорецепции

Используемые рыбами сигнальные системы в основных своих чертах мало чем отличаются от физических модальностей, участвующих во внутри- и межвидовом общении других водных животных. Широко известны примеры использования рыбами систем зрительной, акустической и хемокоммуникации. Каждая из перечисленных физических модальностей нашла свое отражение в эволюции специализированных приемо-передающих «устройств», таких, как боковая линия рыб, Веберов аппарат, хеморецепторы и т.п.

В классе рыб, однако, существует совершенно уникальная, нигде более не возникшая в животном мире система использования электрических сигналов для целей электросигнализации, внутри- и межвидового общения и электролокации. Особенности этой системы настолько поразительны,

что уже на протяжении нескольких столетий привлекают к себе внимание ученых самых разнообразных специальностей – физиологов, физиков, этологов и др.

Как и любой другой канал передачи информации с помощью сигналов определенной физической модальности, электрокоммуникационный канал у рыб следует рассматривать состоящим из трех основных компонентов: 1) передающая часть, это так называемые электрогенераторные системы или электрические органы (ЭО); 2) приемная часть – сеть специализированных приемников сигналов – электрорецепторов (ЭР); 3) среда, по которой сигналы передаются, это морская вода для морских электрических рыб и вода пресных водоемов – для пресноводных. В представленном ниже материале последовательно рассматриваются особенности выше перечисленных компонентов.

**Электрические органы.** Этими органами обладают электрические рыбы, которых принято делить на две категории: так называемые сильноэлектрические рыбы и рыбы слабоэлектрические (рис. 18). Первых существенно меньше – два представителя группы пресноводных (*Malapterurus* и *Electrophorus*) и две группы морских (из последних одна принадлежит к хрящевым ганоидам (*Torpedinidae*), а другая (*Uranoscopidae*) – к костистым рыбам). Причины, по которым человечество познакомилось с рыбами сильноэлектрическими более 5000 лет назад, а со слабоэлектрическими – менее 100 лет, очевидны. Шоковые «удары» ската или угря, приводящие в священный трепет древних людей, ощущались ими без использования каких-либо приборов. Именно со времен Древней Греции и Римской империи, главным образом благодаря мощному поражающему эффекту своих электрических разрядов, электрический угорь и скат Торпедо стали вначале объектом преклонения, а затем и изучения. Выдающиеся философы древности (Платон, Аристотель, Плутарх и др.) и ученые разнообразных специальностей (Лоренцини, Гальвани, Кавендиш, Вольт, Гумбольдт, Фарадей, Дарвин) внесли свой вклад в исследование и моделирование электрических органов, а медицина того времени активно использовала «удары» сильноэлектрических рыб в лечебных целях. История развития знаний об электрических рыбах подробно изложена в вышедшей более 10 лет назад монографии П. Моллера (Moller, 1995).

Другую, наиболее интересную и многочисленную по семействам и видам, группу, составляют так называемые слабоэлектрические рыбы. Сюда входят южноамериканские гимнотовые, африканские клюворылообразные (мормириды), а также несколько видов слабоэлектрических сомов. Именно в открытии слабоэлектрических разрядов среди представителей сомообразных на протяжении нескольких последних лет принимала участие исследовательская группа Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

Почему самые интересные из электрических рыб – рыбы слабоэлектрические? Дело в том, что электрические разряды сильноэлектрических рыб используются ими в довольно примитивных целях. Мощный электрический удар – это орудие охоты на жертву и защиты от хищников. Гораздо более сложные и интересные примеры использования электрических сигналов мы обнаруживаем у слабоэлектрических рыб. Несмотря на то, что их электри-

## Электрические рыбы

### Сильноэлектрические



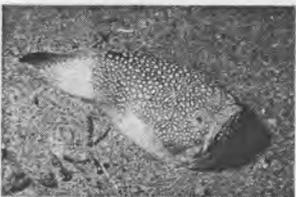
Электрический угорь  
(Electrophoridae)  
**600 В**  
Южная Америка



Электрический скат  
(Torpediniformes)  
до **50 А**  
Атлантика



Электрический сом  
(Malapteruridae)  
более **300 В**  
Африка



Звездочет-астроскоп  
(Astroscopus)  
**5 В 1 А**  
Атлантика

### Слабоэлектрические



Гимнотобразные  
(Gymnotiformes)  
Южная Америка



Клюворылообразные  
(Mormoniformes)  
Африка



Сомообразные  
(Siluriformes)  
Азия, Африка



Обыкновенные скаты  
(Rajiformes)  
все океаны



Морская корова  
(*Uranoscopus scaber*)  
Черное море

Единицы Вольт, милливольты

ческие разряды маломощны и не могут принести никакого вреда окружающим животным, их применение в решении огромного числа экологических и поведенческих задач паразитерна.

### Типы разрядов электрического органа (РЭО) слабозлектрических рыб

Общепринятым считалось до недавнего времени деление пресноводных слабозлектрических рыб по типам электрических разрядов на «волновых» (непрерывные сигналы квазисинусоидального типа) и «пульсирующих» (сигналы в виде коротких импульсов с переменной частотой следования). На рис. 19 представлены примеры разрядов обоих типов. В последние два десятилетия, однако, были обнаружены представители слабозлектрических рыб, разряды которых невозможно отнести ни к одному из двух вышеперечисленных – некоторые пресноводные и морские сомы (Hagedorn et al., 1990; Baron et al., 1994a; Baron et al., 1994b; Барон, Орлов, 2005) и многопер (Baron, Pavlov, 2003).

Южноамериканские слабозлектрические рыбы (отряд Gymnotoidei, 6 семейств) имеют в своем составе рыб, демонстрирующих разряды обоих типов. Все виды Apterotonidae и Sternopygidae генерируют сигналы волнового типа в диапазоне частот от 15 до 800 Гц для первого семейства и от 600 до 1800 Гц – для второго. Представители семейств Rhamphichthyidae, Nupromidae, Gymnotoidei и Electrophoridae (помимо сильноэлектрического разряда) генерируют сигналы в виде импульсов с частотой следования (в покое) от 1 до 65 имп/с (Hopkins, 1974). Все гимнотовые, за исключением Apterotonidae (происхождение ЭО – нейрогенное), обладают ЭО миогенного происхождения.

Африканские представители слабозлектрических рыб представлены большим семейством мормирид (Mormiridae), одним видом Gymnarchidae и несколькими недавно ставшими известными как электрические сомами семейств Clariidae, Mochokidae и многопером *Polypterus*. Среди мормирид, как наиболее широко изученной группы слабозлектрических рыб, имеются многочисленные виды, представители которых демонстрируют исключительное многообразие РЭО, причем не только в плане их видоспецифичности, но также и по половому и ювенильному признакам (Moller, 1995).

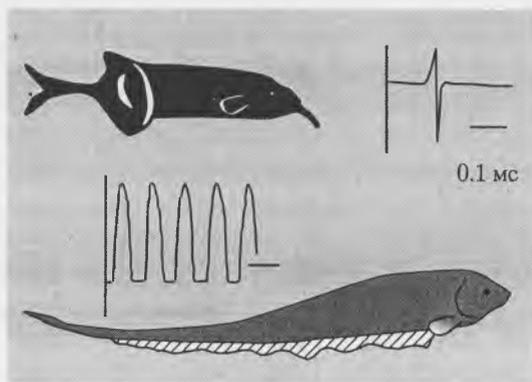
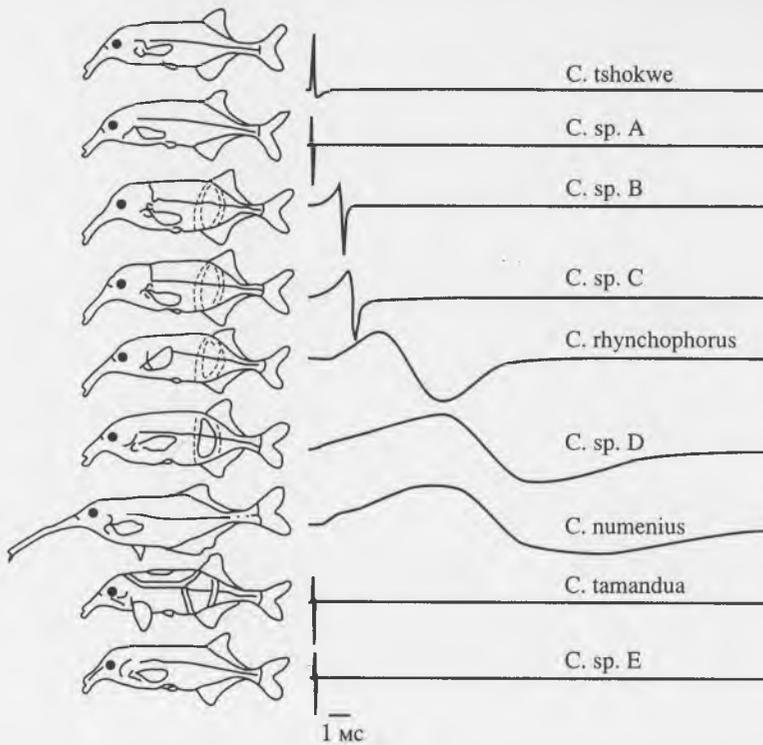


Рис. 19. Примеры разрядов волнового и пульсирующего типов (Carlson, Hopkins, 2004)

Рис. 18. Некоторые представители электрических рыб, места их обитания и приблизительные оценки генерируемых сигналов



**Рис. 20.** Видовое разнообразие разрядов электрического органа у представителей одного и того же рода *Campylomormyrus* (Hopkins, 1999)

На рис. 20 представлены примеры электрических разрядов 9 видов мирид рода *Campylomormyrus*, сосуществующих в бассейне р. Конго, Габон. Для всех записей сохранена временная метка, полярность соответствует электроположительности головной части туловища (Hopkins, 1999).

Среди африканских слабоэлектрических рыб существует один моноспецифический вид *Gymnarchus niloticus*, представители которого генерируют разряды волнового типа. Амплитуда разряда, измеренная непосредственно между головой и хвостом, зависит от размера рыбы и достигает значений 3–7 В (измерения вне воды). Частота РЭО зависит от температуры воды, однако в условиях постоянной температуры по стабильности не уступает волновым гимнотовым (коэффициент вариации – 0,0014%, что сравнимо с точностью хода кварцевых часов). Среди отдельных особей РЭО обладают разнообразием частот – «личные частоты» (Kramer, 1990).

Обнаружение электрических разрядов у многочисленной группы сомообразных существенно изменило картину распределения рыб, использующих слабые электрические поля для решения задач внутри- и вневидового общения электрокоммуникации и локации. До недавнего времени только две группы вышеупомянутых пресноводных рыб активно исследовались во многих лабораториях мира благодаря наличию у них уникальных систем генерации электрических сигналов в воду и не менее уникальных систем их электровосприятия.

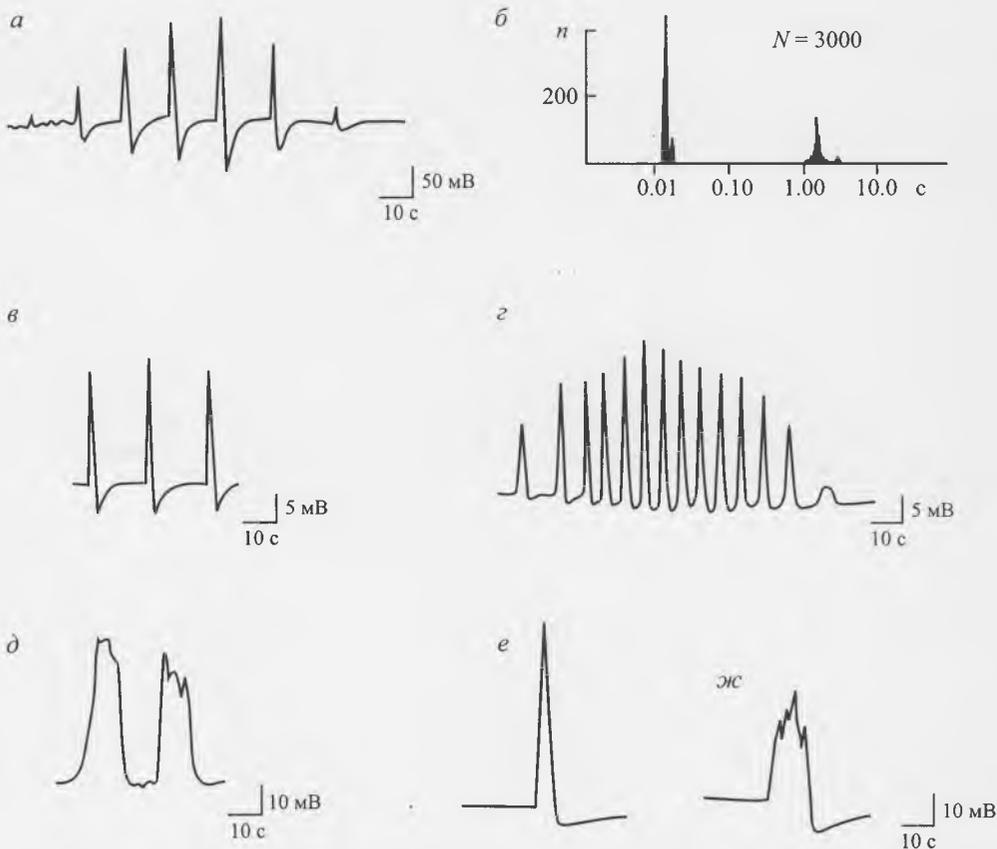
Начало 90-годов ознаменовалось обнаружением слабой электрической активности у представителей новой группы рыб – пресноводных сомообразных (Hagedorn et al., 1990). Могут возникнуть вопросы: «А насколько это важно и интересно – обнаружение слабых электрических разрядов у рыб, ранее относящихся к группе неэлектрических? Что меняется в картине мира, если будет на несколько таксонов слабоэлектрических рыб больше, чем было известно до того? Ведь почти 100 лет рыбы двух хорошо известных слабоэлектрических групп исследовались широким фронтом со всех возможных позиций – поведение, электрофизиология, моделирование и т.д. Что может добавить нового появление еще нескольких слабоэлектрических таксонов?». И ответ на эти вопросы, на мой взгляд, может быть один: обнаружение слабоэлектрических сомов – случай совершенно уникальный в электроихтиологии<sup>1</sup>.

Во-первых, можно сказать, что наконец-то закрылась «брешь», нарушающая, так сказать, симметрию в мире электрических рыб. Отметим, что в морях среди хрящевых рыб существуют сильноэлектрические скаты (Torpedinidae) и многочисленные виды скатов слабоэлектрических (Rajidae); среди морских костистых также есть сильноэлектрические (*Astrosopus*) и слабоэлектрические (*Uranosopus*); среди пресноводных: на Американском континенте – сильноэлектрический угорь *Electrophorus* плюс многочисленные слабоэлектрические гимнотиды. И только среди сомообразных существовала до последнего времени асимметрия – единственный сильноэлектрический сом *Malapterurus*! И все это еще и при том немаловажном обстоятельстве, что все изученные к настоящему времени сомы (и морские, и пресноводные) обладают чрезвычайно высокой электрочувствительностью.

Во-вторых, сам характер электрогенераторной активности у большинства слабоэлектрических сомов уникален. Если и мормириды, и гимнотиды генерируют свои разряды постоянно на протяжении всей жизни (первые – в виде отдельных коротких импульсов, а вторые – синусоидальными волнами), то у сомов (большинства) разряды обнаруживаются при агрессивно-оборонительном взаимодействии пары особей. Одиночно содержащийся сом, например, *Synodontis schall*, не генерирует специфических разрядов, однако буквально через 10–15 мин после подсаживания к нему в бассейн другой особи начинаются взаимные атаки, сопровождающиеся сериями электрических разрядов. Таким образом, мы наблюдаем совершенно уникальный случай в эволюции электрогенераторных систем: сами разряды – слабоэлектрические, а ситуации, при которых они возникают, характерны для поведения рыб сильноэлектрических.

Из недавно обнаруженных слабоэлектрических сомообразных наиболее полно исследовались представители семейства Mochokidae (Орлов и др., 1993; Барон и др., 1994; Baron et al., 1994). К настоящему времени заре-

<sup>1</sup> *Электроихтиология* – термин, берущий начало от первых исследований, связанных с изучением электрических рыб. В медицинских университетах Древнего Рима специальность «электроихтиолог» присваивалась врачам, использующим в своей практике разряды сильноэлектрических рыб при лечении ряда заболеваний. В настоящее время в этот раздел ихтиологии следует включать весь круг проблем, связанных с использованием электрических полей биотического и абиотического происхождения в целях электросигнализации, коммуникации, активной и пассивной электролокации.



**Рис. 21.** Примеры электрических разрядов двух видов синодонтисов *S. nigrita* (а–в) и *S. schall* (г–ж)

Справа сверху: гистограмма распределения импульсов в «пачке» – левый пик и между «пачками» – правый пик у *S. nigrita* (Baron et al., 1994b)

гистрированы электрические разряды вблизи особей 12 видов этого семейства. Было обнаружено, что электрические сигналы возникают, как правило, во время агрессивно-оборонительного взаимодействия (Baron et al., 1994; Барон, Моршнеv, 1998). На рис. 21 представлены примеры электрических разрядов двух видов *p. Synodontis* (Mochokidae). Осциллограммы РЭО некоторых синодонтисов показаны на рис. 22.

Обнаружены были также электрические разряды и вблизи представителей других семейств сомообразных (Baron et al., 1994b; Барон и др., 1996; Моршнеv, Ольшанский, 1997; Baron, Pavlov, 2003; Барон, Орлов, 2005). Некоторые примеры электрических разрядов из цитируемых работ представлены на рис. 23 и рис. 24. Впервые также была выполнена регистрация разрядов слабоэлектрических сомов в естественной среде их обитания (Барон и др., 2001).

Две основные задачи способны решать слабоэлектрические рыбы, используя собственные электрические сигналы. Первая – это электрокоммуникация, т.е. вне- и внутривидовое общение по электрическому каналу. Сюда входит обнаружение партнеров по виду и симпатрических слабоэлект-

рических рыб, определение полового признака и степени зрелости особей своего вида, оценка состояния потомства и многие другие.

Вторая функция – электролокационная. Создавая во время генерации электрического разряда вокруг себя электрическое поле, рыба способна улавливать и анализировать малейшие его искажения, вызванные близлежащими объектами с отличной от воды электропроводностью. И вот здесь становится очевидным, что для выполнения и той, и другой функции нельзя обойтись без специальной высокоразвитой системы рецепции слабых электрических полей.

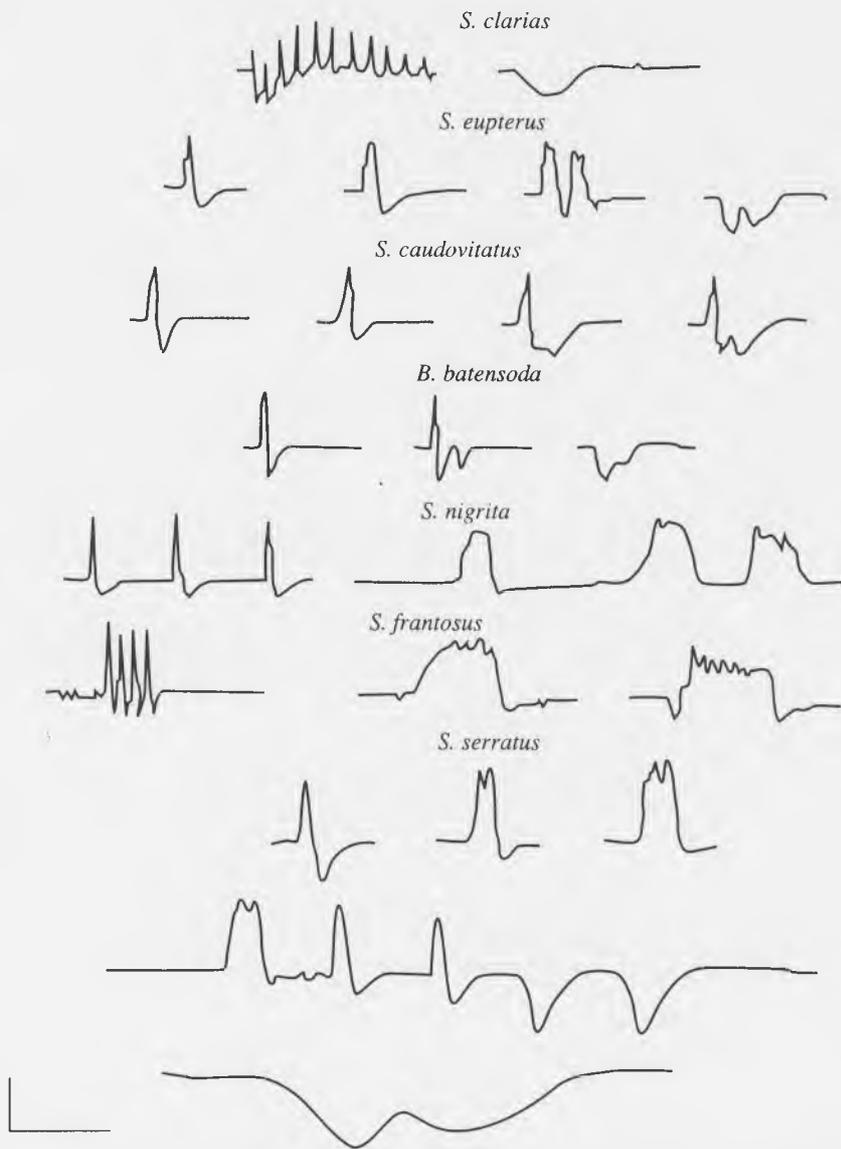
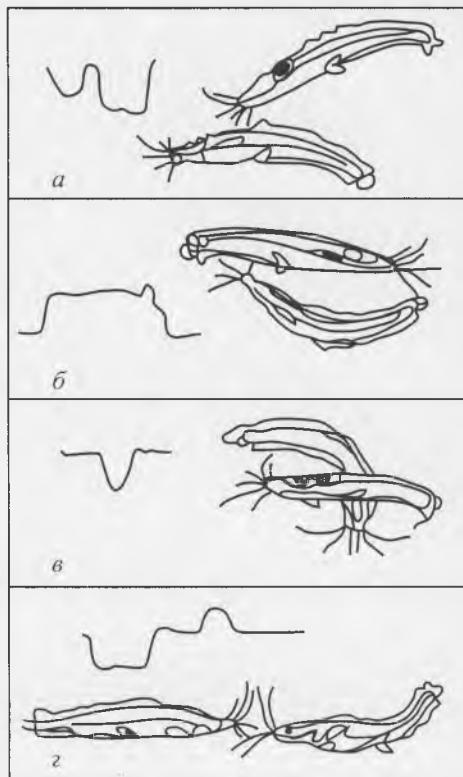
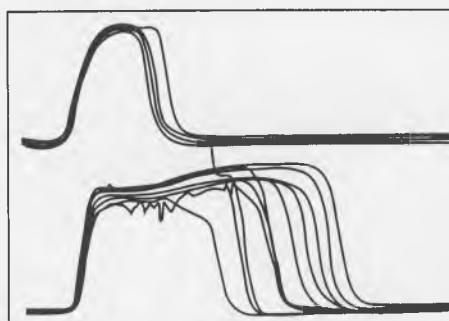
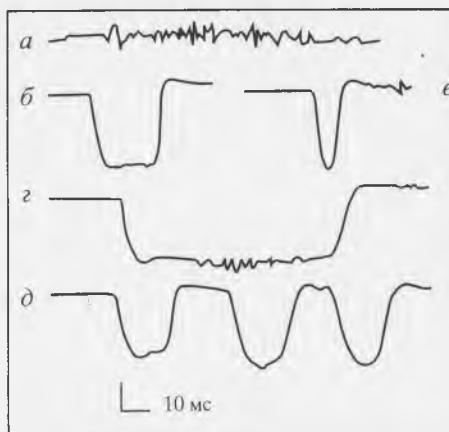


Рис. 22. Примеры электрических разрядов нескольких представителей рода *Synodontis*



Рис. 23. Электрические разряды *Polypterus* (Baron, Pavlov, 2003)



**Электрорецепция.** Рецепторы, чувствительные к слабым электрическим полям, обнаружены к настоящему времени у животных, стоящих на различных ступенях эволюционной лестницы – от круглоротых до примитивных млекопитающих (австралийский утконос). У рыб это довольно сложные образования, произошедшие из обыкновенных рецепторов боковой линии. Чувствительность рыб, обладающих развитой электрорецепторной системой, поразительна. Некоторые пресноводные сомы способны чувствовать поля с напряженностью менее 1 мкВ/см, а морские скаты и акулы – ниже 5 нВ/см (0,000000005 В/см!). Чтобы представить себе подобного рода электрочувствительность наглядно, можно привести такой пример. Напряжение обычной батарейки от карманного фонаря, опущенной в воду, может ощущаться акулой или скатом на расстоянии более 1 километра!

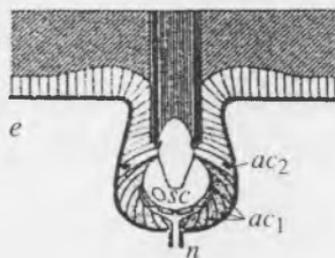
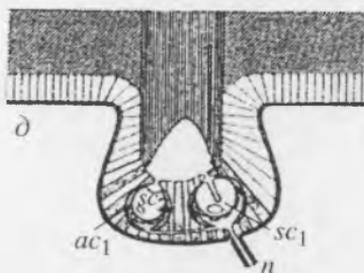
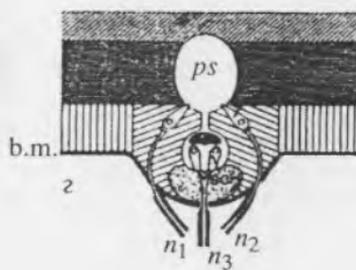
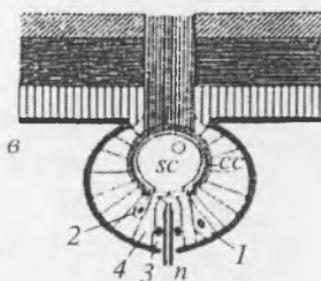
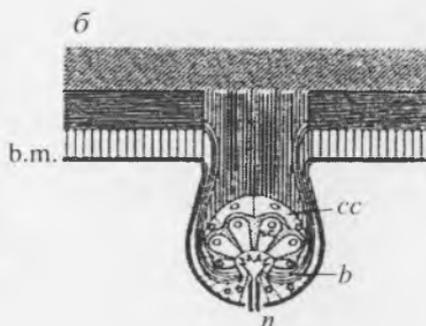
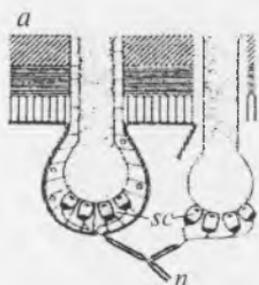
Сопоставление электрорецепторов представителей разных отрядов рыб (мормирид, гимнотид, скатов, акул, сомов и др.) с учетом физиологических особенностей электрорецепторов позволило разделить их на две большие категории: ампулярные (*ampullary*) и бугорковые (*tuberos*) рецепторные органы (рис. 25).

Поверхность тела слабоэлектрических и электрочувствительных рыб покрыта сетью электрорецепторов, которые воспринимают электрические сигналы из окружающей среды, трансформируют их в нервные импульсы и передают по нервным волокнам в специальные отделы центральной нервной системы (головной мозг). В этих отделах (электрорецепторные зоны) обрабатывается и анализируется информация, поступающая от всей сети электрорецепторов. Выполнение и электрокоммуникационной, и электролокационной функций обеспечивается согласованной работой этих зон с центрами генерации электрических разрядов.

Электрорецепторная система рыб участвует в составе нескольких комплексов электроориентации, сигнализации и локации. Первый из них – так называемая пассивная электроориентация (без участия электрических органов). Аналогичными возможностями обладают также и представители некоторых видов неэлектрических рыб, в частности, сомовых, скатов и осетровых. Пассивное электроориентационное поведение требует для удачного функционирования только развитой «приемной части», подобно тому, как для ориентации в акустических полях животному требуются только органы слуха. Функция же активной ориентации предполагает использование животным собственного источника физического поля той или иной модальности (наиболее распространенный пример – эхолокация летучих мышей, когда излучаемый ими ультразвуковой сигнал используется и для зондирования окружающего пространства, и для целей коммуникации). Существует, однако, фундаментальное отличие электрических сигналов от акустических, поскольку первые являются не распространяющимися волнами, а электростатическими полями. Это отличие сводит диапазон электрической коммуникации к ближнему полю электростатического диполя, тем самым сни-



**Рис. 24.** Электрические разряды сомов *Clarias* при агрессивно-оборонительном поведении (Baron et al., 1994a)



*Gnathonemus petersii*



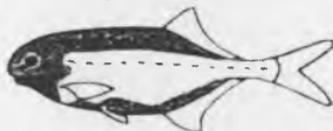
*Brienomyrus niger*



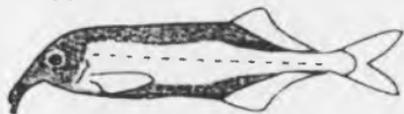
*Genyomyrus sp. (?)*



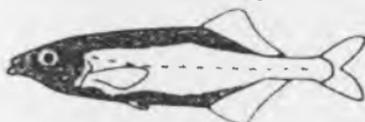
*Pollimyrus negripinnis*



*Campylomormyrus rhynchophorus*



*Marcusenius macrolepidotus*



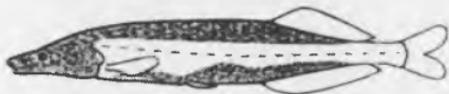
*Isichthys henryi*



*Hippopotamyrus psittacus*



*Mormyrops deliciosus*



*Hyperopisus bebe*



*Petrocephalus simus*



*Mormurys hasselquistii*



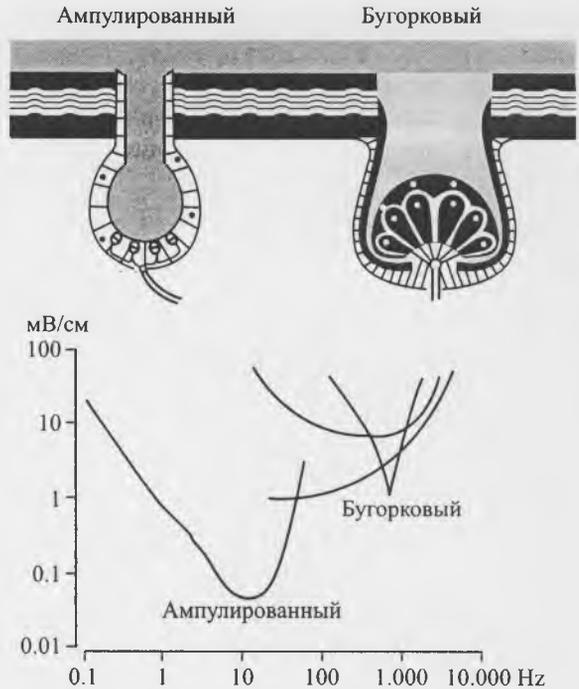
мая проблемы реверберации, отражения и рефракции, имеющие место для звуковых сигналов.

Общий принцип активной электролокации всех пресноводных электрических рыб весьма прост. Различаемыми системой электрорецепции могут стать любые близлежащие предметы, искажающие собственное электрическое поле рыбы (Heiligenberg, 1977). Таким образом, в случае, когда электропроводность объекта выше электропроводности воды, силовые линии «сгущаются», а в противоположном случае – «расталкиваются» (рис. 26). Далее, поскольку силовые линии поля «замыкаются» через поверхность тела рыбы, покрытой сетью электрорецепторов, то последние и улавливают искажения поля и после определенного типа кодирования передают сигналы в центральную нервную систему рыбы, где и происходит «распознавание» объекта.

Таким образом, в данном случае природой запатентован способ активного – с использованием разряда собственного электрического органа – сравнения электропроводности невозмущенной внешней среды с электропроводностью внесенных в нее объектов. Показатели совершенства такого способа настолько высоки, что во многих случаях превосходят характеристики известных технических средств аналогичного назначения.

Таким образом, в данном случае природой запатентован способ активного – с использованием разряда собственного электрического органа – сравнения электропроводности невозмущенной внешней среды с электропроводностью внесенных в нее объектов. Показатели совершенства такого способа настолько высоки, что во многих случаях превосходят характеристики известных технических средств аналогичного назначения.

*Пассивная электролокация* подразумевает использование рыбой не референтной электросенсорной информации, связанной с разрядами собственного электрического органа, а информации от внешнего источника: по сравнению с другими физическими модальностями, использование сигналов в пассивной электролокации ограничено. Например, скорость распространения сигналов не может быть использована для локализации объектов, поскольку электричество в воде имеет характер электростатического поля, а



**Рис. 26.** Усредненные частотные характеристики чувствительности электрорецепторов

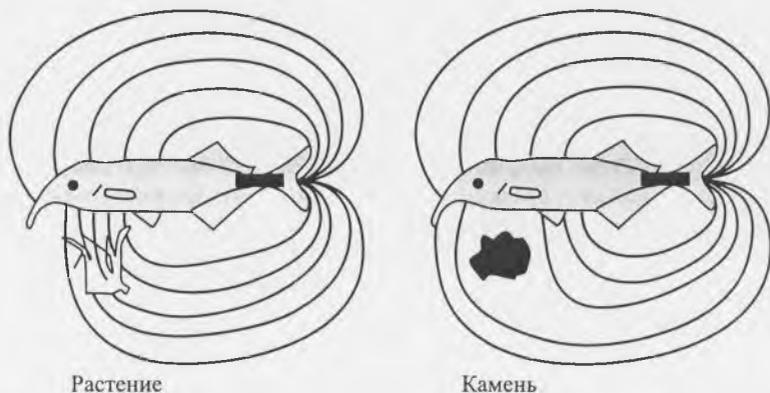
Полоса частот у ампулированных рецепторов, как правило, выше, чем у бугорковых, а пороги – более низкие (Hopkins, 1983)

**Рис. 25.** Типы электрорецепторов слабоэлектрических рыб (слева) и их распределение (заштриховано) на теле некоторых представителей мормирид (справа)  
а – ампулярные; б-е – бугорковые

не распространяющихся волн. Кроме того, поскольку источники электрических сигналов в воде, как правило, дипольного типа, то вектор поля «закручен» и не указывает точно на источник. Наконец, для успешной связи важно изучить и свойства канала передачи, а именно законы распространения сигналов в проводящей среде, величины и характеристики окружающих шумов и т.п. (рис. 27).

Интерес к исследованиям процессов распространения электрических сигналов в воде в связи с электрическими рыбами, возникший в прошлом веке, не прекращается до настоящего времени (Ольшанский, 2004). Традиционные методы решения проблем функционирования электромагнитного канала связи в воде состоят в применении уравнений Максвелла с той или иной степенью аппроксимации. При этом могут рассматриваться как системы распространения сигналов типа вода – воздух – вода (рис. 28), так и непосредственно подводные (рис. 29). Подобного рода теоретический подход дает возможность оценить для заданного дипольного момента источника сигналов напряженность поля вблизи электрорецептивной рыбы. Очевидно, однако, что полученное значение следует сравнивать, по меньшей мере с двумя параметрами: чувствительностью электрорецепторной системы и с уровнем электрических шумов в воде. Именно соотношение этих двух величин и определяет возможную дальность передачи электрических сигналов.

В настоящее время исследования систем электрогенерации и электрорецепции у слабоэлектрических рыб все более сдвигаются как в сторону натуральных экспериментов (длительные многоэлектродные отведения в водоемах со значительным видовым разнообразием (Барон и др., 2001), так и в сторону математического, компьютерного и бионического моделирования (Ольшанский, 2004). Последнее направление имеет своей целью попытки представить в наглядном виде окружающий этих рыб «электрический мир», оценить разрешающие способности «электровидения», а также проработать подходы к практическому применению разнообразных устройств связи и электролокации, работающих на принципах, заложенных природой в слабоэлектрических рыб. Многочисленные экспериментальные и модельные работы по изучению проблемы «электровидения» включают в себя не только



**Рис. 27.** Искажения электрического поля при разряде, вызываемые проводящим предметом (слева) и диэлектриком (справа)

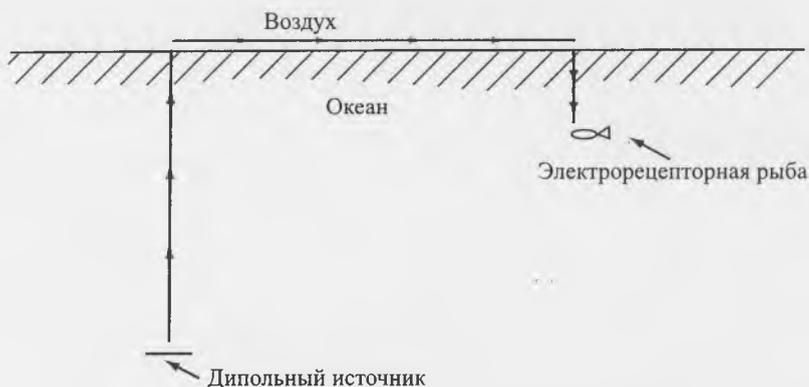


Рис. 28. Распространение сигналов по типу «вода–воздух–вода»

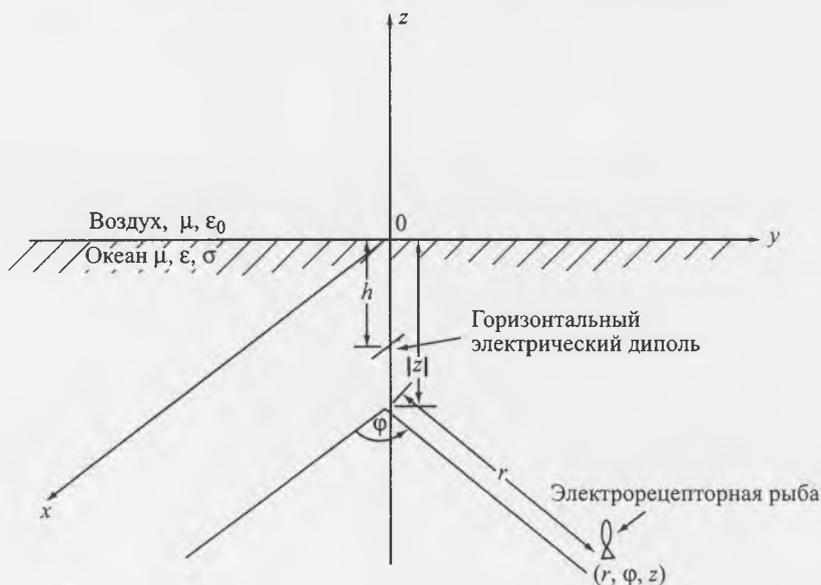
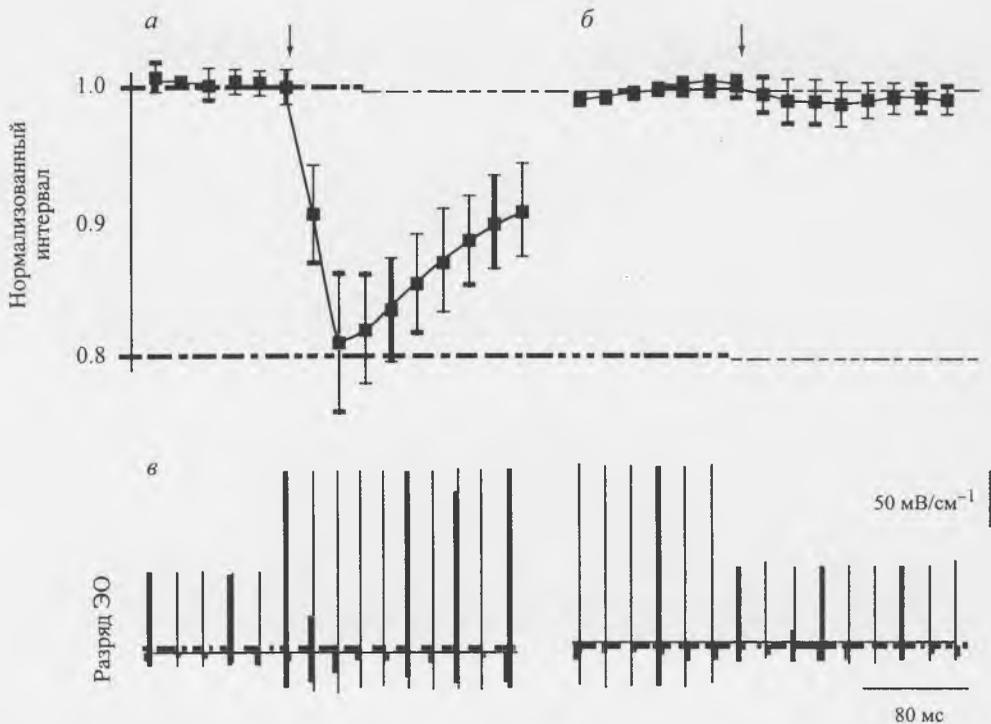


Рис. 29. Распространение сигналов под водой и обычно используемая в расчетах цилиндрическая система координат, центрированная на поверхности воды непосредственно над излучающим диполем и определяющая местоположение источника сигнала и электрорецепторной рыбы

исследования электросенсорных механизмов восприятия сигналов, но и построения пространственно распределенных источников электрических сигналов, адекватно отображающих реальные электрические органы.

В частности, в работе (Assad et al., 1999) представлен полуаналитический анализ (используются реальные измерения потенциалов вблизи поверхности тела рыбы и компьютерные вычисления) формирования изображения в мозгу слабоэлектрической волновой рыбы *Apteronotus* sp. Обсуждаются механизмы и алгоритмы обработки сигналов, посредством которых электрическое изображение проводящих и непроводящих объектов, находящихся



**Рис. 30.** Электромоторные ответы на внесение диэлектрического (а) и проводящего (б) цилиндра (Assad et al., 1999)

вблизи тела рыбы, может формироваться в ее центральной нервной системе.

Эффективным стимулом для каждого электрорецептора является локальный транскожный потенциал. Это падение напряжения, в свою очередь, соответствует средней плотности тока, протекающего в данном месте кожной поверхности. У пульсирующих рыб (*Gymnotus carapo*, например) генерируемый разряд имеет сложную форму, при этом каждые 20–50 мс рыба оценивает с помощью реафферентных связей сети электрорецепторов «видеоизображение», т.е. локальные падения потенциала на поверхности кожи. Поднесение какого-либо предмета к поверхности кожи вызывает изменения в электромоторной активности (изменения межимпульсных интервалов в разряде) и искажения этого изображения, которые можно оценить в эксперименте.

На рис. 30 представлен пример электромоторных ответов на внесение цилиндрического объекта (отмечен стрелкой на а и б). Вдоль оси ординат показан нормализованный межимпульсный интервал со среднеквадратичным разбросом. Видно, что реакция на внесение объекта (а) заключается в резком укорочении первых двух интервалов с последующей кривой релаксации. На рис. 30,б – ответ при поднесении проводящего цилиндра (снижение амплитуды собственного разряда в противоположность предыдущему примеру – см. непосредственную запись последовательности разрядов на рис. 30,в (Assad et al., 1999).

Экспериментальные исследования по «электровидению» активно развиваются в нескольких ведущих лабораториях мира и в настоящее время почти вплотную подошли к разработке и созданию технических устройств, позволяющих использовать электролокационные принципы слабоэлектрических рыб для практических целей (исследование структуры дна, обнаружение конкреций и т.п.).

## Литература

- Барон В.Д. Электрогенераторные системы рыб: Эволюция и механизмы адаптации. М.: Наука, 1982. 112 с.
- Барон В.Д., Моршнев К.С. Об особенностях электрогенерации у двух видов африканских синодонтид // Докл. РАН. 1998. Т. 361. № 1. С. 123–125.
- Барон В.Д., Моршнев К.С., Ольшанский В.М., Орлов А.А. Электрические разряды африканских сомов (*Synodontis*) при социальном поведении // Там же. 1994. Т. 334, № 3. С. 392–395.
- Барон В.Д., Моршнев К.С., Ольшанский В.М. и др. Наблюдения электрической активности силуриевых сомов (*Siluriformes*) в оз. Чамо (Эфиопия) // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41, № 4. С. 542–549.
- Барон В.Д., Орлов А.А. Функциональные характеристики центральных электросенсорных нейронов морского сома *Plotosus* // Биофизика. 2005. Т. 50, № 1. С. 119–126.
- Барон В.Д., Орлов А.А., Голубцов А.С. Африканские сомы. Новая группа слабоэлектрических рыб // Изв. РАН. 1996а. Сер. биол. № 1. С. 106–110.
- Барон В.Д., Орлов А.А., Голубцов А.С. Обнаружение электрических разрядов у африканского сома *Auchenoglanis occidentalis* (*Siluriformes*, *Bagridae*) // Докл. РАН. 1996б. Т. 349. № 4. С. 106–110.
- Белоцерковский С.М. О коэффициентах вращательных производных // Тр. ЦАГИ. 1958. Вып. 725. С. 5.
- Вельмин В.А., Дубровский Н.А. Слуховой анализ звуковых импульсов у дельфинов // Докл. АН СССР. 1975. Т. 225. С. 562–565.
- Воронов В.А., Стосман И.М. Частотно-пороговые характеристики подкорковых элементов слухового анализатора // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1977. Т. 13. С. 619–622.
- Зайцев А.А., Федотов А.А. Обтекание идеальной несжимаемой жидкостью тонкого крыла конечного размаха, колеблющегося с большой амплитудой // Механика жидкости и газа. 1986. № 5. С. 75–82.
- Зайцева К.А., Аकोпян А.И., Морозов В.П. Помехоустойчивость слухового анализатора дельфинов // Биофизика. 1975. Т. 20. С. 519–521.
- Каян В.П. Гидродинамические характеристики хвостового плавника дельфина // Бионика. 1979. Вып. 13. С. 9–15.
- Каян В.П., Пятецкий В.Е. Кинематика бутылконового дельфина, плавающего при различных режимах ускорения. // Там же. 1977. Вып. 11. С. 36–41.
- Каян В.П., Пятецкий В.Е. Гидродинамические характеристики черноморского дельфина при различных режимах ускорения // Там же. 1978. Вып. 12. С. 48–55.
- Масс А.М. Зоны наилучшего видения и распределение ганглиозных клеток в сетчатке дельфина *Tursiops truncatus* // Докл. РАН. 1993. Т. 330. С. 396–398.
- Масс А.М., Супин А.Я. Распределение ганглиозных клеток в сетчатке дельфина // Докл. АН СССР. 1985. Т. 284. С. 1242–1246.
- Моршнев К.С., Ольшанский В.М. Электрические разряды азиатского сома *Ompok bimaculatus* (*Siluridae*) // Докл. РАН. 1997. Т. 354, № 3. С. 419–422.
- Ольшанский В.М. Подводная локальная ориентация и связь на гальванических токах: Автореф. дис. ... д-ра физ.-мат. наук. Пущино. 2004.
- Ольшанский В.М., Моршнев К.С., Насека А.М., Нгуен Тхи Нга. Электрические разряды клариевых сомов, культивируемых в Южном Вьетнаме // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42, № 4. С. 549–557.
- Орлов А.А., Барон В.Д., Ольшанский В.М. Электрогенераторная активность *Synodontis* и ее изменения при действии слабых электрических полей // Докл. РАН. 1993. Т. 332, № 1. С. 110–113.

- Попов В.В., Сунин А.Я. Диаграмма направленности слуха дельфина *Tursiops truncatus* // Докл. АН СССР. 1988. Т. 300. С. 756–760.
- Попов В.В., Сунин А.Я. Определение характеристик слуха дельфина методом вызванных потенциалов // Физиол. журн. СССР. 1976а. Т. 62. С. 550–558.
- Попов В.В., Сунин А.Я. Ответы слуховой коры мозга дельфина на сложные звуковые стимулы // Там же. 1976б. Т. 62. С. 1780–1785.
- Попов В.В., Сунин А.Я. Определение характеристик слуха дельфинов по вызванным потенциалам ствола мозга // Докл. АН СССР. 1985. Т. 283. С. 496–499.
- Романенко Е.В. Гидродинамика рыб и дельфинов. М.: КМК, 2001. 415 с.
- 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 соврем. биологии. 2005. Т. 125, № 5. С. 478–483.
- Сунин А.Я., Попов В.В. Циклы восстановления вызванных потенциалов ствола мозга дельфина при парных акустических раздражениях // Докл. АН СССР. 1985. Т. 283. С. 740–743.
- Шеховцов А.В. Нелинейная математическая модель работы хвостового плавника дельфина // Прикл. гидромеханика. 1999. Т. 1(73), № 2. С. 71–88.
- Anderson J.M., Streitlien K., Barrett D.S., Triantafyllou M.S. Oscillating foils of high propulsive efficiency // J. Fluid Mech. 1998. Vol. 360. P. 41.
- Assad C., Rasnow B., Stoddard P.K. Electric organ discharges and electric images during electrolocation // J. Exp. Biol. 1999. Vol. 202. P. 1185–1193.
- Au W.W.L. The sonar of dolphins. N.Y.: Springer, 1993.
- Au W.W.L., Moore P.W.B. Critical ratio and critical band width for the Atlantic bottlenose dolphin // J. Acoust. Soc. Amer. 1990. Vol. 88. P. 1635–1638.
- Au W.W.L., Moore P.W.B. Receiving beam patterns and directivity indices of the Atlantic bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* // Ibid. 1984. Vol. 75. P. 255–262.
- Au W.W.L., Moore P.W.B., Pawloski D.A. Detection of complex echoes in noise by an echolocating dolphin // Ibid. 1988. Vol. 83. P. 662–668.
- Baron V.D., Pavlov D.S. Discovery of specialized electrogenerating activity in two species of Polypterus (Polypteriformes, Osteichthyes) // J. Ichthyol. 2003. Vol. 43, suppl. 2. P. S259–S261.
- Baron V.D., Morshnev K.S., Olshansky V.M., Orlov A.A. Electric organ discharges of two species African catfish (Synodontis) during social behaviour // Anim. Behav. 1994b. Vol. 48. P. 2–6.
- Baron V.D., Orlov A.A., Golubtsov A.S. African *Clarias* catfish elicits long-lasting weak electric pulses // Experientia. 1994a. Vol. 50. P. 644–647.
- Bullock T.H., Grinnell A.D., Ikezono F. et al. Electrophysiological studies of the central auditory mechanisms in cetaceans // Ztschr. vergl. Physiol. 1968. B. 59. S. 117–156.
- Carlson B.A., Hopkins C.D. Stereotyped temporal patterns in electrical communication // Anim. Behav. 2004. Vol. 68, N 4, p. 867–878.
- Dawson W.W., Adams C.K., Barris M.C., Litzkow C.A. Static and kinetic properties of the dolphin pupil // Amer. J. Physiol. 1979. Vol. 237. P. R301–R305.
- Dawson W.W., Schroeder J.P., Sharpe S.N. Corneal surface properties of two marine mammal species // Mar. Mammal Sci. 1987. Vol. 3. P. 186–197.
- Dolphin W.F. Steady-state auditory-evoked potentials in three cetacean species elicited using amplitude-modulated stimuli // Sensory systems of aquatic mammals / Ed. R.A. Kastelein et al. Woerden: De Spil, 1995. P. 25–47.
- Dolphin W.F., Au W.W.L., Nachtigall P. Modulation transfer function to low-frequency carriers in three species of cetaceans // J. Comp. Physiol. A. 1995. Vol. 177. P. 235–245.
- Dral A.D.G. Aquatic and aerial vision in the bottle-nosed dolphin // Neth. erl. J. Sea Res. 1972. Vol. 5. P. 510–513.
- Dral A.D.G. Some quantitative aspects of the retina of *Tursiops truncatus* // Aquatic Mammals. 1975. Vol. 2. P. 28–31.
- Dral A.D.G. On the retinal anatomy of cetacea (mainly *Tursiops truncatus*) // Functional anatomy of marine mammals / Ed. R.J. Harrison. L.: Academic, 1977. Vol. 3. P. 81–134.
- Dral A.D.G. The retinal ganglion cells of *Delphinus delphis* and their distribution // Aquatic Mammals. 1983. Vol. 10, № 2. P. 57–68.
- Dubrovskiy N.A. On the two auditory systems in dolphins // Sensory abilities of cetaceans: Laboratory and field evidence / Ed. J.A. Thomas, R.A. Kastelein. N.Y.: Plenum, 1990. P. 233–254.
- Fish F.E., Rohr J.J. Review of dolphin hydrodynamics and swimming performance // Techn. Rep. 1999. N 1801.

- Graff C. et al. Fish perform spatial pattern recognition and abstraction by exclusive use of active electrolocation // *Curr. Biol.* 2004. Vol. 14. P. 818–823.
- Hagedorn M., Womble M., Finger T.E. Synodontid catfish: a new group of weakly electric fish // *Brain Behav. Evol.* 1990. Vol. 35. P. 268–277.
- Heiligenberg W. Principles of electrolocation and jamming avoidance in electric fish: A neuroethol. approach. B.: Springer, 1977. 87 p.
- Herman L.M., Peacock M.F., Yunker M.P., Madsen C.J. Bottlenosed dolphin: Double-split pupil yields equivalent aerial and underwater diurnal acuity // *Science.* 1975. Vol. 189. P. 650–652.
- Hopkins C.D. Electric communication in fish // *Amer. Sci.* 1974. Vol. 62, N 4. P. 426–437.
- Hopkins C.D. Functions and mechanisms in electroreception // *Fish neurobiology* / Ed. R.G. Northcutt, R.E. Davis. Ann Arbor: Univ. of Mich. press. 1983. P. 215–259.
- Hopkins C.D. Design features for electric communication // *J. Exp. Biol.* 1999. Vol. 202. P. 1217–1228.
- Johnson C.S. Relation between absolute threshold and duration of tone pulse in the bottlenosed porpoise // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1968. Vol. 43. P. 757–763.
- Johnson C.S. Auditory masking of one pure tone by another in the bottlenosed porpoise // *Ibid.* 1971. Vol. 49. P. 1317–1318.
- Johnson C.S., McManus M.W., Skaar D. Masked tonal hearing thresholds in the beluga whale // *Ibid.* 1989. Vol. 85. P. 2651–2654.
- Kellaway P. The part played by electric fish in the early history of bioelectricity and Electrotherapy // *Bull. Hist. Med.* 1946. Vol. 20. P. 112–137.
- Ketten D.R. The cetacean ear: Form, frequency, and evolution // *Marine mammal sensory systems* / Ed. J.A. Thomas et al. N.Y.: Plenum, 1992a. P. 53–75.
- Ketten D.R. The marine mammal ear: Specialization for aquatic audition and echolocation // *The evolutionary biology of hearing* / Ed. D. Webster et al. N.Y.: Springer, 1992b. P. 717–754.
- Klishin V.O., Popov V.V., Supin A.Ya. Hearing capabilities of a beluga whale, *Delphinapterus leucas* // *Aquatic Mammals.* 2000. Vol. 26. P. 212–228.
- Kramer B. Electrocommunication in teleost fishes: Behavior and experiments. B.: Springer, 1990.
- Kröger R.H.H., Kirschfeld K. Refractive index in the cornea of a harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) measured by two-wavelengths laser interferometry // *Aquatic Mammals.* 1994. Vol. 20, № 2. P. 99–107.
- Lissmann H.W. On the function and evolution of electric organs in fish // *J. Exp. Biol.* 1958. Vol. 35. P. 156–191.
- Lissmann H.W. Electric location by fishes // *Sci. Amer.* 1963. Vol. 208, N 3. P. 50.
- Lissmann H.W., Machin K.E. The mechanism of object location in *Gymnarchus niloticus* and similar fish // *J. Exp. Biol.* 1958. Vol. 35. P. 451–486.
- Mass A.M., Supin A.Ya. Topographic distribution of sizes and density of ganglion cells in the retina of a porpoise, *Phocoena phocoena* // *Aquatic Mammals.* 1986. Vol. 12, № 3. P. 95–102.
- Mass A.M., Supin A.Ya. Ganglion cell topography of the retina in the bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus* // *Brain Behav. Evol.* 1995a. Vol. 45. P. 257–265.
- Mass A.M., Supin A.Ya. Retinal resolution in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) // *Sensory systems of aquatic mammals* / Ed. R.A. Kastelein et al. Woerden: De Spil, 1995b. P. 419–428.
- Moller P. Electric fishes: History and behavior. L.: Chapman and Hall, 1995.
- Moore P.W.B., Hall R.W., Friedl W.A., Nachtigall P.E. The critical interval in dolphin echolocation: What is it? // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1984. Vol. 76. P. 314–317.
- Murayama T., Somiya H., Aoki I., Ishii T. Retinal ganglion cell size and distribution predict visual capabilities of Dall's porpoise // *Mar. Mammal Sci.* 1995. Vol. 11. P. 136–149.
- Nummela S., Reuter T., Hemilä S. et al. The anatomy of the killer whale middle ear (*Orcinus orca*) // *Hearing Res.* 1999a. Vol. 133. P. 61–70.
- Nummela S., Wägar T., Hemilä S., Reuter T. Scaling of the cetacean middle ear // *Ibid.* 1999b. Vol. 133. P. 71–81.
- Popov V.V., Supin A.Ya. Auditory brain stem responses in characterization of dolphin hearing // *J. Comp. Physiol. A.* 1990a. Vol. 166. P. 385–393.
- Popov V.V., Supin A.Ya. Electrophysiological studies of hearing in some cetaceans and manatee // *Sensory abilities of cetaceans: Laboratory and field evidence* / Ed. J.A. Thomas, R.A. Kastelein. N.Y.: Plenum, 1990b. P. 405–415.
- Popov V.V., Supin A.Ya., Klishin V.O. Frequency tuning curves of the dolphin's hearing: Envelope-following response study // *J. Comp. Physiol. A.* 1995. Vol. 178. P. 571–578.

- Popov V.V., Supin A.Ya., Klishin V.O. Frequency tuning of the dolphin's hearing as revealed by auditory brain-stem response with notch-noise masking // J. Acoust. Soc. Am. 1997. Vol. 102. P. 3795–3801.
- Popov V.V., Supin A.Ya. Contribution of various frequency bands to ABR in dolphins // J. Acoust. Soc. Am. 2000.
- Popov V.V., Supin A.Ya. Detection of temporal gaps in noise in dolphins: Evoked-potential study // J. Acoust. Soc. Am. 1997. Vol. 102. P. 1169–1176.
- Popov V.V., Supin A.Ya. Electrophysiological study of the interaural intensity difference and interaural time-delay in dolphins // Marine Mammal Sensory Systems / Ed. J.A. Thomas, R.A. Kastelein, A.Ya. Supin. New York, London: Plenum, 1992. P. 257–267.
- Rohr J.J., Hendricks E.W., Quigley L. et al. Observations of Dolphin Swimming Speed and Strouhal Number // Technical Report, 1769. San Diego. 1998.
- Romanenko E.V. Fish and dolphin swimming. Sofia – Moscow. Pensoft. 2002. 430 p.
- Stoddard P.K. The evolutionary origins of electric signal complexity // J. Physiology-Paris. 2002. Vol. 96. № 5. P. 6485–6491.
- Supin A.Ya., Popov V.V., Mass A.M. The Sensory Physiology of Aquatic Mammals. Boston: Kluwer, 2001.
- Supin A.Ya., Popov V.V., Klishin V.O. ABR frequency tuning curves in dolphins // J. Comp. Physiol. A. 1993. Vol. 173. P. 649–656.
- Supin A.Ya., Popov V.V., Klishin V.O. Electrophysiological study of interaural sound intensity difference in the dolphin *Inia geoffrensis* // Experientia. 1991. Vol. 47. P. 937–938.
- Supin A.Ya., Popov V.V. Envelope-following response and modulation transfer function in the dolphin's auditory system. Hearing Res. 1995a. Vol. 92. P. 38–46.
- Supin A.Ya., Popov V.V. Frequency tuning and temporal resolution in dolphins // Sensory Systems of Aquatic Mammals / Eds. R.A. Kastelein, J.A. Thomas, P.E. Nachtigall. 1995b. Woerden, The Netherlands: De Spil. P. 95–110.
- Supin A.Ya., Popov V.V. Temporal resolution in the dolphin's auditory system revealed by double-click evoked potential study // J. Acoust. Soc. Am. 1995c. Vol. 97. P. 2586–2593.
- Supin A.Ya., Popov V.V. Frequency-modulation sensitivity in bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*: Evoked-potential study // Aquatic Mammals. 2000. Vol. 26. № 1. P. 83–94.
- Thomas J.A., Pawloski J.L., Au W.W.L. Masked hearing abilities in a false killer whale (*Pseudorca crassidens*) // Sensory Abilities of Cetaceans. Laboratory and Field Evidence // Ed. J.A. Thomas, R.A. Kastelein. New York: Plenum, 1990. P. 395–404.