

Российская Академия наук

ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ ИМ. А.Н. СЕВЕРЦОВА

(ИПЭЭ РАН)

УДК 577.31 599:591.185.5+591.485

УТВЕРЖДАЮ

Директор ИПЭЭ РАН

академик Д.С. Павлов

« » декабря 2008 г.

ОТЧЕТ

О НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЙ РАБОТЕ

По Программе фундаментальных исследований Президиума РАН № 17

"Фундаментальные проблемы океанологии: физика, геология, биология, экология".

Проект «ИССЛЕДОВАНИЕ СИГНАЛЬНЫХ И ДВИЖИТЕЛЬНЫХ

КОМПЛЕКСОВ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ»

(заключительный)

Руководитель проекта

Академик

Д.С. Павлов

МОСКВА 2008

Список исполнителей

Руководитель проекта, директор института,
академик

Д.С. Павлов

Заведующий лабораторией, д.б.н., проф.

А.Я. Супин

Руководитель группой, д.б.н., проф.

Е.В. Романенко

Руководитель группой, д.б.н.

В.Д. Барон

Реферат

Отчет 56 с., 1 кн., 16 рис., 32 источника.

ДЕЛЬФИН, КОММУНИКАЦИЯ, ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЯ, ГИДРОДИНАМИКА, МОДЕЛИРОВАНИЕ, ЭЛЕКТРОЛОКАЦИЯ, СЛАБОЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ РЫБЫ

Объектом исследования являются дельфины, рыбы. Цель работы – исследование двигательных способностей дельфинов, механизмов их коммуникации, взаимодействие нескольких частотных компонентов сложного звукового сигнала в слуховой системе дельфинов и электролокационных способностей слабоэлектрических рыб.

В результате исследований получены расчетные формулы для оперативной оценки гидродинамических сил и коэффициента полезного действия, развиваемых жестким крылом, аппроксимирующим хвостовую лопасть дельфина. Показано, что возникающая при стимуляции слуховой системы дельфина сложным сигналом последовательность вызванных потенциалов воспроизводит суммарную форму модулирующего сигнала, т.е. содержит частотные компоненты, соответствующие всем частотам модуляции. Показано также, что вне зависимости от контекста, индивидуальные сигналы афалин достаточно стереотипны и выделяются среди других типов тональных сигналов. впервые представлены экспериментальные результаты по обнаружению электрических разрядов у сомов *Clarias anguillaris* и *Heterobranchus longifilis*.

В экспериментах на 32 особях африканского клюворыла *Mormyrus kannume* впервые выявлены реакции его электрогенераторной системы на предъявление слабых периодических электрических сигналов. Показано, что в результате такого рода воздействия распределение последовательностей межимпульсных интервалов может существенно отклоняться от равновероятного двояким образом: вероятность появления разряда электрического органа после прихода стимула либо увеличивается на интервале около 20 мс (так называемый «эхо-ответ»), либо уменьшается (эффект избегания).

Обозначения и сокращения

КПД – коэффициент полезного действия

РСО - реакция следования огибающей

КСВП - коротколатентные слуховые вызванные потенциал

РЭО – электрические органы

ОПЛ – ответ с предпочитаемой латентностью

ИПЛ – избегание предпочитаемой латентности

СОДЕРЖАНИЕ

	ВВЕДЕНИЕ	6
	ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ	7
1.	Гидродинамические силы, развиваемые крылом, при различных	7
	положениях оси его вращения. Тяга, мощность и коэффициент	
	полезного действия при гармоническом законе линейных	
	и угловых колебаний.	
1.1	Постановка задачи	7
1.2.	Расчетные формулы	16
1.3.	Сравнение с существующими теориями и экспериментом	22
2.	Исследование взаимодействия компонентов сложного звукового	32
	сигнала в слуховой системе дельфинов: разработка методики и	
	пилотные данные	
2.1.	Постановка задачи	32
2.2.	Методика исследования	34
2.3.	Результаты	35
3.	Изменчивость индивидуальных сигналов афалин	39
4.	Особенности реакций электрогенераторной системы африканского	44
	клюворыла <i>Mormyrus kannume</i> (Mormyridae, Mormyriiformes) на	
	внешние электрические стимулы	
	ЗАКЛЮЧЕНИЕ	52
	СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	53

ВВЕДЕНИЕ

Продолжались исследования сигнальных и движительных комплексов водных животных, которые актуальны тем, что многие виды животных обладают уникальными способностями, знание которых может помочь в совершенствовании технических средств и приборов. К числу таких уникальных способностей относятся гидродинамические, эхолокационные и коммуникационные способности дельфинов, электрические свойства рыб. Все эти особенности активно исследуются в мировом научном сообществе. Уже изучены основные параметры сигнальных и движительных систем животных, получены ценные сведения, однако ряд вопросов еще остается малоизученным. К ним относятся:

- возможности оперативной оценки гидродинамических сил и коэффициента полезного действия, развиваемых жестким крылом, аппроксимирующим хвостовую лопасть дельфина,
- взаимодействия компонентов сложного звукового сигнала в слуховой системе дельфинов
- особенности индивидуальных коммуникационных сигналов дельфинов,
- особенности генерации и рецепции электрических сигналов слабоэлектрическими рыбами.

По каждой из перечисленных задач имеется хороший задел, выполненный на мировом уровне, а в ряде случаев превышающий его.

ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ

1. Гидродинамические силы, развиваемые крылом, при различных положениях оси его вращения. Тяга, мощность и коэффициент полезного действия при гармоническом законе линейных и угловых колебаний.

1.1 Постановка задачи.

Теоретические оценки эффективности работы крыла как движителя, совершающего колебания большой амплитуды, в настоящее время проводятся численными методами, которые требуют специальных знаний и навыков [2,11-14,16]. 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 [4-9,15]. За основу принято решение плоской (двумерной) малоамплитудной задачи о неустановившемся движении тонкого профиля, которая была рассмотрена в частности в работах А.И. Некрасова [3] и Л.И. Седова [10]. В случае малых колебаний профиля относительно некоторого основного движения авторами были получены выражения для гидродинамических сил, допускающие простое физическое толкование.

Пусть имеется тонкое крыло, движущееся в безграничном объеме жидкости, покоящейся на бесконечности, и движение крыла можно представить в виде основного движения со скоростью U_0 и наложенного на него добавочного движения с малыми перемещениями и скоростями. При рассмотрении движения крыла в подвижной системе координат XOY , движущейся со скоростью U_0 , полагалось, что при колебаниях с задней кромки профиля сходит линия разрыва скоростей или вихревая пелена и на задней кромке выполняется условие Чаплыгина-Жуковского о конечности скорости. При этом были получены следующие выражения для подъемной силы Y , нормальной к линии профиля, и подсосывающей силы X , направленной вдоль линии профиля:

$$Y = -m^* \frac{dv_n}{dt} - \rho \pi b U_0 (v_n - b \omega_z / 4) - \rho \frac{b}{2} U_0 \int_{b/2}^{\infty} \frac{\gamma(\xi, t) d\xi}{\sqrt{\xi^2 - (b/2)^2}}, \quad (1)$$

$$X = \rho \pi b \left(v_n + (1/2\pi) \int_{b/2}^{\infty} \frac{\gamma(\xi, t) d\xi}{\sqrt{\xi^2 - (b/2)^2}} \right)^2, \quad (2)$$

где $m^* = \rho \pi (b/2)^2$ - присоединенная масса профиля, b - хорда крыла, v_n - нормальная скорость в центре профиля, $\omega_z = d\mathcal{G}/dt$ - угловая скорость, $\mathcal{G}(t)$ - угол наклона крыла к горизонтальной оси, $\gamma(\xi, t)$ - вихревая интенсивность в следе на расстоянии ξ от центра крыла.

Несложными преобразованиями выражения (1) и (2) можно представить в виде:

$$\begin{aligned} Y &= -m^* \frac{dv_n}{dt} - \rho U_0 \Gamma \\ X &= m^* v_n \omega_z + \rho v_n \Gamma - \rho \pi b u_* (v_n - u_*). \end{aligned} \quad (3)$$

Здесь величину $\Gamma = \pi b \left(v_n - \frac{b\omega_z}{4} - u_* \right)$ можно рассматривать как присоединенную циркуляцию, а $u_* = \frac{1}{2\pi} \int_{b/2}^{\infty} \frac{\gamma(\xi, t) d\xi}{\sqrt{\xi^2 - (b/2)^2}}$ как некоторую эффективную вызванную скорость, обусловленную наличием за крылом вихревой пелены.

Теперь рассмотрим задачу о неустановившемся движении крыла конечного размаха в постановке, аналогичной постановке в плоской задаче. При этом пусть форма крыла в плане будет симметрична относительно центральной линии OZ (Рис. 1).

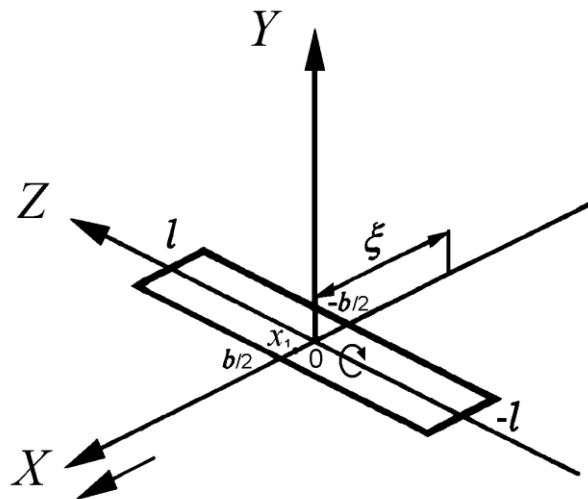


Рис. 1. Схема постановки задачи. Пояснения см. текст.

Будем полагать, что в случае неустановившегося движения крыла конечного размаха влияние следа на гидродинамические характеристики крыла можно так же, как в плоской задаче, учесть введением некоторой эффективной индуцируемой

скорости. При этом будем считать применимым метод плоских сечений и будем допускать справедливость соотношений, аналогичных (3)

$$Y = -m^* \frac{dv_n}{dt} - \rho U_0 \int_{-l}^l \Gamma(z) dz, \quad (4)$$

$$X = m^* v_n \omega_z + \rho v_n \int_{-l}^l \Gamma(z) dz - X_i,$$

где m^* - присоединенная масса крыла, $X_i = \rho \pi \int_{-l}^l b(z) f_*(z) (v_n - f_*(z)) dz$ -

индуктивное «сопротивление», f_* - некоторая эффективная скорость, индуцируемая вихревой пеленой, остающейся в следе, v_n - нормальная скорость крыла в точках оси симметрии крыла OZ , $b(z)$ - хорда крыла в сечении $z = \text{const}$, l - полуразмах крыла. Для бесконечного крыла выражение для индуктивного сопротивления будет иметь вид

$$X_i = \rho \pi b u_* (v_n - u_*) \quad (5)$$

До сих пор мы рассматривали случай малоамплитудных колебаний бесконечного крыла и крыла конечного размаха. Теперь перейдем к случаю больших амплитуд колебаний крыла.

Рассмотрим движение крыла конечного размаха в неограниченном объеме жидкости (Рис. 1). Пусть форма крыла в плане является симметричной относительно оси OZ и в системе координат $OXYZ$, движущейся с постоянной скоростью U_0 в направлении OX , движение крыла задается законом колебаний $y=y(t)$, $\alpha = \alpha(t)$ и $\vartheta = \vartheta(t)$, ϑ - угол наклона крыла к горизонтальной оси, α - угол атаки. Будем допускать, что при больших амплитудах поперечных и угловых колебаний, мгновенные значения угла атаки являются малыми величинами, и характер обтекания крыла является безотрывным. Тогда, исходя из физических закономерностей, для составляющих гидродинамических сил в рассматриваемом случае будут справедливы соотношения, аналогичные (3):

$$\begin{aligned}
Y &= -m^* \frac{dv_n}{dt} - \rho U \cos \alpha \int_{-l}^l \Gamma(z) dz, \\
X &= m^* v_n \omega_z + \rho v_n \int_{-l}^l \Gamma(z) dz - X_i.
\end{aligned}
\tag{6}$$

Подъемная сила Y , нормальная к плоскости крыла, включает составляющую, обусловленную влиянием инерционности среды, и циркуляционную составляющую.

Вектор подсасывающей силы X в плоскости крыла перпендикулярен оси OZ .

Величина X определяется значениями инерционного члена $m^* v_n \omega_z$,

циркуляционного $\rho v_n \int_{-l}^l \Gamma(z) dz$ и индуктивного сопротивления X_i . Циркуляционные

составляющие в соотношениях для подъемной и подсасывающей сил являются

соответствующими проекциями силы Жуковского $\rho U \int_{-l}^l \Gamma(z) dz$, нормальной к

вектору мгновенной скорости движения крыла U .

В выражениях (6): U - абсолютная скорость движения крыла (относительно неподвижной жидкости); v_n - нормальная к плоскости крыла составляющая скорости

U ; Γ - циркуляция в сечении крыла Z ; ρ - плотность жидкости; $\omega = \frac{d\vartheta}{dt}$.

Величины U , v_n определены в точках оси симметрии крыла OZ .

$$v_n = V_y \cos \vartheta - U_0 \sin \vartheta = U \sin \alpha, \tag{7}$$

где $V_y = dy_1/dt$, α - мгновенный угол атаки крыла (считается малым).

Проекция гидродинамических сил на ось OX (сила тяги), будет иметь вид:

$$F_x = X \cos \vartheta - Y \sin \vartheta - \frac{\rho S U^2}{2} C \cos \vartheta. \tag{8}$$

Здесь и далее C - суммарный коэффициент сопротивления крыла (трения и формы).

На основании (6) и (8) выражение для F_x можно представить в виде:

$$F_x = m^* \frac{d(v_n \sin \vartheta)}{dt} + \rho V_y \int_{-l}^l \Gamma(z) dz - X_i \cos \vartheta - \frac{\rho S U^2}{2} C \cos \vartheta. \quad (9)$$

Из последнего соотношения следует, что при периодическом законе колебаний, среднее за период колебания крыла значение тяги $\overline{F_x}$ будет в основном определяться циркуляционным членом и индуктивным сопротивлением.

В линейном приближении для подъемной силы Y может быть сделана следующая оценка [1]:

$$Y = -m^* \frac{dv_n}{dt} - \rho U \cos \alpha \int_{-l}^l \Gamma(z) dz = \frac{\rho U^2}{2} S \left(-C_y^\alpha \frac{v_n}{U} - C_y^{\dot{\alpha}} \frac{\dot{v}_n b}{U^2} + C_y^{\omega_z} \frac{\omega_z}{U} + C_y^{\dot{\omega}_z} \frac{\dot{\omega}_z b^2}{U^2} \right). \quad (10)$$

Здесь $C_y^\alpha, C_y^{\dot{\alpha}}, C_y^{\omega_z}, C_y^{\dot{\omega}_z}$ - коэффициенты гидродинамических производных [1], b и S - хорда и площадь крыла соответственно. При оценках Y примем, что коэффициенты гидродинамических производных являются постоянными в течение периода колебаний, зависящими от числа Струхала, которое имеет вид:

$$Sh_0 = \frac{\omega b}{U_0} \quad (11)$$

Из выражения (10) получим

$$\int_{-l}^l \Gamma(z) dz = -\frac{m^* \dot{v}_n}{\rho U \cos \alpha} + \frac{US}{2 \cos \alpha} \left(C_y^\alpha \frac{v_n}{U} + C_y^{\dot{\alpha}} \frac{\dot{v}_n b}{U^2} - C_y^{\omega_z} \frac{\omega_z b}{U} - C_y^{\dot{\omega}_z} \frac{\dot{\omega}_z b^2}{U^2} \right) \quad (12)$$

С учетом выражения (12) получим формулу для тяги

$$F_x = m^* \frac{d(v_n \sin \vartheta)}{dt} + \frac{\rho S}{2 \cos \alpha} \left(C_y^\alpha v_n V_y + b \left(C_y^{\dot{\alpha}} - \frac{2m^*}{\rho S b} \right) \dot{v}_n \sin \theta - \right. \\ \left. - C_y^{\omega_z} b \omega_z V_y - C_y^{\dot{\omega}_z} b^2 \dot{\omega}_z \sin \theta \right) - \\ - X_i \cos \vartheta - \frac{\rho S U^2}{2} C \cos \vartheta \quad (13)$$

$\theta = \alpha + \vartheta$ - угол наклона траектории движения крыла.

Соотношение (13) получено в предположении, что кинематические параметры крыла заданы относительно его центра. Однако более интересен общий

случай, когда кинематические параметры заданы относительно любой точки продольной оси крыла. Это особенно важно применительно к плаванию дельфинов и рыб с полулунным хвостовым плавником. Пусть в системе координат $OXYZ$, движущейся в направлении оси OX с постоянной скоростью U_0 , движение крыла задано периодическим законом колебаний точки x_1 (Рис. 1): Для оценки гидродинамических сил, развиваемых крылом в этом случае, можно воспользоваться полученным соотношением (13), однако, все необходимые соотношения, описывающие движение крыла, должны быть записаны относительно его центра. Закон движения рассматриваемого крыла относительно центра определяется проекциями скоростей центра крыла относительно неподвижной жидкости:

$$V_{xc} = U_0 - \omega_z x \sin \vartheta, \quad (14)$$

$$V_{yc} = V_{y1} + \omega_z x \cos \vartheta, \quad (15)$$

где $V_{y1} = \dot{y}_1(t)$, $\omega_z = \dot{\vartheta}(t)$, $y_1(t)$ - вертикальные колебания крыла, x - расстояние от центра крыла до точки x_1 . Точка над буквой здесь и далее обозначает производную по времени.

Формула (13) после усреднения по времени будет иметь вид для случая, когда кинематические параметры движения крыла заданы относительно точки x_1 и пересчитаны к центру крыла (угол атаки считается малым),

$$\begin{aligned} \bar{F}_{xc} = & \frac{\rho S}{2} \left(C_y^\alpha \overline{v_{nc} V_{yc}} + b \left\{ C_y^{\dot{\alpha}} - \frac{2m^*}{\rho S b} \right\} \overline{\dot{v}_{nc} \sin \theta_c} - b C_y^{\omega_z} \overline{\omega_z V_{yc}} - b^2 C_y^{\dot{\omega}_z} \overline{\dot{\omega}_z \sin \theta_c} \right) - \\ & - \overline{X_{ic} \cos \vartheta} - \frac{\rho S}{2} \overline{U_c^2 C \cos \vartheta} \end{aligned} \quad (16)$$

Формула (16) отличается от формулы (13) наличием индекса “ c ” у тех величин, которые пересчитаны к центру крыла. Аналогично соотношениям (14) и (15) выпишем выражения для других величин

$$v_{nc} = V_{y1} \cos \vartheta - U_0 \sin \vartheta + \omega_z x = U_c \sin \alpha_c, \quad (17)$$

$$\theta_c = \alpha_c + \vartheta = \arctg(V_{yc} / V_{xc}), \quad (18)$$

$$U_c^2 = V_{yc}^2 + V_{xc}^2, \quad (19)$$

где α_c — угол атаки, пересчитанный к центру крыла.

Угол наклона крыла не имеет индекса “с”, так как он одинаков во всех точках крыла, в том числе и в точке x_1 . Поэтому он определяется кинематическими параметрами именно этой точки (мгновенным углом набегающего потока θ_1 и углом атаки α_1 в точке x_1).

Коэффициент полезного действия крыла (КПД) определяется как отношение полезной энергии к затрачиваемой

$$\eta = \frac{\bar{A}_c}{\bar{P}_c}, \quad (20)$$

где

$$\bar{A}_c = \bar{F}_{xc} U_0 \quad (21)$$

и

$$\bar{P}_c = -\bar{F}_{yc} V_{yc} - \bar{M}_{zc} \omega_z \quad (22)$$

Здесь F_{xc} и F_{yc} - горизонтальная и вертикальная силы, действующие на крыло, соответственно, V_{yc} - вертикальная скорость крыла, M_{zc} - момент сил относительно оси вращения крыла, который имеет вид

$$M_{zc} = \frac{\rho S b U_c^2}{2} \left[-m_z^\alpha \alpha_c - m_z^{\dot{\alpha}} \frac{\dot{\alpha}_c b}{U_0} + m_z^{\omega_z} \frac{\omega_z b}{U_0} + m_z^{\dot{\omega}_z} \frac{\dot{\omega}_z b^2}{U_0^2} \right], \quad (23)$$

Здесь $m_z^\alpha, m_z^{\dot{\alpha}}, m_z^{\omega_z}, m_z^{\dot{\omega}_z}$ - коэффициенты вращательных производных момента [1].

Проекция гидродинамических сил на ось OY , будет иметь вид (кинематические параметры определены в центре крыла):

$$F_y = X \sin \vartheta + Y \cos \vartheta - \frac{\rho S U^2}{2} C \sin \vartheta. \quad (24)$$

Если кинематические параметры определены в произвольной точке крыла, выражение (24) примет вид (при условии малости угла атаки)

$$F_{yc} = -m^* \frac{d(v_{nc} \cos \vartheta)}{dt} + \frac{\rho S}{2} \left[-C_y^\alpha v_{nc} V_{xc} - \left(C_y^{\dot{\alpha}} - \frac{2m^*}{\rho S b} \right) b \dot{v}_{nc} \cos \theta_c + \right. \\ \left. + C_y^{\omega_z} \omega_z b V_{xc} + C_y^{\dot{\omega}_z} \dot{\omega}_z b^2 \cos \theta_c \right] - \\ - X_{ic} \sin \vartheta - \frac{\rho S U_c^2}{2} C \sin \vartheta \quad (25)$$

Первый член в формуле (22) после усреднения по времени будет иметь вид

$$-\overline{F_{yc} V_{yc}} = m^* \overline{V_{yc} \frac{d(v_{nc} \cos \vartheta)}{dt}} + \frac{\rho S}{2} \left[C_y^\alpha \overline{v_{nc} V_{xc} V_{yc}} + \left(C_y^{\dot{\alpha}} - \frac{2m^*}{\rho S b} \right) b \overline{\dot{v}_{nc} V_{yc} \cos \theta_c} - \right. \\ \left. - C_y^{\omega_z} \overline{\omega_z b V_{xc} V_{yc}} - C_y^{\dot{\omega}_z} \overline{\dot{\omega}_z b^2 V_{yc} \cos \theta_c} \right] + \\ + \overline{X_{ic} V_{yc} \sin \vartheta} + \frac{\rho S U_c^2 V_{yc}}{2} C \sin \vartheta \quad (26)$$

Второй член также после усреднения может быть записан в виде

$$-\overline{M_{zc} \omega_z} = \frac{\rho S b}{2} \left[m_z^\alpha \overline{\alpha_c \omega_z U_c^2} + m_z^{\dot{\alpha}} \frac{\overline{\dot{\alpha}_c b \omega_z U_c^2}}{U_0} - m_z^{\omega_z} \frac{\overline{\omega_z b U_c^2}}{U_0} - m_z^{\dot{\omega}_z} \frac{\overline{\dot{\omega}_z \omega_z b^2 U_c^2}}{U_0^2} \right], \quad (27)$$

Формулы (16), (26) и (27) имеют общий вид и справедливы при любых кинематических параметрах и формах крыла. Они могут быть использованы для оценки тяги и КПД крыла численными методами, что очень громоздко и требует определенной квалификации в области вычислительной математики.

Для каждого конкретного набора кинематических параметров формулы (16), (26) и (27) могут быть упрощены путем процедуры усреднения в каждом члене. В результате без большого труда может быть получен набор расчетных формул, которые с достаточной точностью могут быть использованы для оперативной оценки гидродинамических сил и коэффициента полезного действия, развиваемых крылом. Приведем эти формулы для случая гармонических линейных и угловых колебаний крыла:

$$y_1 = y_0 \sin \omega t, \quad \vartheta = \vartheta_0 \cos \omega t. \quad (28)$$

1.2. Расчетные формулы

Формула (16) может быть представлена в форме коэффициентов тяги

$$C_T = \frac{2\overline{F_{xc}}}{\rho S U_0^2} = C_{T1} + C_{T2} + C_{T3} + C_{T4} + C_{T5} + C_{T6} \quad (29)$$

Входящие в формулу (29) коэффициенты тяги имеют вид:

$$C_{T1} = \frac{C_y^\alpha \overline{v_{nc} V_{yc}}}{U_0^2} = C_y^\alpha \left(\frac{\overline{v_n V_{y1}}}{U_0^2} + A \right),$$

где

$$\frac{\overline{v_n V_{y1}}}{U_0^2} = \frac{1}{\lambda_p} \left(\begin{array}{l} 0.5 \left(\frac{1}{\lambda_p} - \vartheta_0 \right) - 0.188 \vartheta_0^2 \left(\frac{1}{\lambda_p} - 0.333 \vartheta_0 \right) + \\ + 0.013 \vartheta_0^4 \left(\frac{1}{\lambda_p} - 0.2 \vartheta_0 \right) \end{array} \right),$$

$$A = \frac{g_0^2 (Sh_0)^2 X^2}{2} \left[1 - \frac{g_0^2}{8} \left(1 - \frac{g_0^2}{24} \right) \right],$$

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

$$C_{T2} = \left(C_y^{\dot{\alpha}} - \frac{2m^*}{\rho S b} \right) \frac{\overline{b \dot{v}_{nc} \sin \theta_c}}{U_0^2} = - \left(C_y^{\dot{\alpha}} - \frac{2m^*}{\rho S b} \right) \frac{1}{X} A$$

$$C_{T3} = -C_y^{\omega_z} \frac{\overline{b \omega_z V_{yc}}}{U_0^2} = -C_y^{\omega_z} \frac{1}{X} A,$$

$$C_{T4} = -C_y^{\dot{\omega}_z} \frac{\overline{b^2 \dot{\omega}_z \sin \theta_c}}{U_0^2} = C_y^{\dot{\omega}_z} \frac{\sqrt{2} (Sh_0)^2 g_0}{\sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} \left[\begin{array}{l} 0.5 - \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0938}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \\ - \frac{0.0586}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{0.052}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \end{array} \right]$$

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

где

$$\frac{\overline{v_n^2 \cos \mathcal{G}}}{U_0^2} = 0.5 \left[\begin{array}{l} \left(\frac{1}{\lambda_p} - g_0 \right)^2 - 1.125 g_0^2 \left(\frac{1}{\lambda_p^2} - 1.556 \frac{g_0}{\lambda_p} + 0.556 g_0^2 \right) + \\ + 0.547 g_0^4 \left(\frac{1}{\lambda_p^2} - 1.162 \frac{g_0}{\lambda_p} + 0.289 g_0^2 \right) - \\ - 0.137 g_0^6 \left(\frac{1}{\lambda_p^2} - 0.844 \frac{g_0}{\lambda_p} + 0.144 g_0^2 \right) \end{array} \right]$$

В формуле для C_{T5} составляющая гидродинамических сил, обусловленная индуктивным сопротивлением крыла, определялась оценкой «сверху» [4-9,15], т. е. по максимуму:

$$X_i \leq \frac{\rho \pi S v_n^2}{4},$$

где S – площадь крыла, v_n – нормальная скорость крыла. Было показано, что это выражение является достаточным приближением при расчетах пропульсивных характеристик крыла в случаях умеренных удлинений крыла $2 \leq \lambda \leq 5$ или когда доля индуктивного сопротивления мала в общем балансе гидродинамических сил. В общем случае, когда значения удлинения крыла не ограничиваются указанными выше пределами, может быть получено более корректное выражение для индуктивного сопротивления [17].

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

где

$$\frac{\overline{U_1^2 \cos \vartheta}}{U_0^2} = \left(1 + \frac{0.5}{\lambda_p^2} - \frac{0.188 g_0^2}{\lambda_p^2} - 0.25 g_0^2 \right).$$

Здесь допущено упрощение $U_1^2 \approx U_0^2 + h_0^2 \omega^2 \cos^2 \omega t$.

Формула для присоединенной массы крыла бесконечного размаха на единицу длины имеет вид: $m^* = \rho \pi b^2 / 4$, для прямоугольного крыла: $m^* \approx 0.9 \rho l (\pi b^2 / 2)$, для треугольного крыла [6]: $m^* = \rho \pi b^2 l / 6$.

Формулу (22) можно представить в виде суммы коэффициентов мощности

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

(30)

которые имеют вид

$$C_{P1} = m^* \frac{2}{\rho S U_0^3} \overline{V_{yc} \frac{d(v_{nc} \cos \vartheta)}{dt}} = m^* \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0 X}{\rho S b} \left[\begin{aligned} & \left(\frac{1}{\lambda_p} - \mathcal{G}_0 \right) \left(1 - 0.375 \mathcal{G}_0^2 + 0.109 \mathcal{G}_0^4 \right) - \\ & - \frac{3 \mathcal{G}_0^2}{4 \lambda_p} \left(1 - 0.416 \mathcal{G}_0^2 + 0.107 \mathcal{G}_0^4 \right) - \\ & - \frac{1}{\lambda_p} \left(1 - 0.375 \mathcal{G}_0^2 + 0.026 \mathcal{G}_0^4 \right) + \\ & + \frac{\mathcal{G}_0^3}{4} \left(1 - 0.417 \mathcal{G}_0^2 + 0.079 \mathcal{G}_0^4 \right) \end{aligned} \right]$$

$$C_{P2} = C_y^\alpha \frac{\overline{v_{nc} V_{xc} V_{yc}}}{U_0^3} = C_y^\alpha \left\{ \frac{1}{\lambda_p} \left[\begin{aligned} & 0.5 \left(\frac{1}{\lambda_p} - \mathcal{G}_0 \right) - 0.188 \mathcal{G}_0^2 \left(\frac{1}{\lambda_p} - 0.333 \mathcal{G}_0 \right) + \\ & + 0.013 \mathcal{G}_0^4 \left(\frac{1}{\lambda_p} - 0.2 \mathcal{G}_0 \right) \dots \end{aligned} \right] + \right. \\ \left. + (Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 X^2 \left[\begin{aligned} & 0.5 + 0.0625 \mathcal{G}_0^2 - 0.047 \mathcal{G}_0^4 - \\ & - 0.25 \frac{\mathcal{G}_0}{\lambda_p} \left(1 - 0.332 \mathcal{G}_0^2 + 0.08 \mathcal{G}_0^4 \right) \end{aligned} \right] \right\},$$

$$C_{P3} = \left(C_y^\alpha - \frac{2m^*}{\rho S b} \right) \frac{\overline{b \dot{v}_{nc} V_{xc} \sin \theta_c}}{U_0^3} = \left(C_y^\alpha - \frac{2m^*}{\rho S b} \right) (Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 X \left[\begin{aligned} & -0.5 + 0.1875 \mathcal{G}_0^2 - \\ & -0.0547 \mathcal{G}_0^4 + \\ & + \frac{\mathcal{G}_0}{\lambda_p} \left(-0.125 + 0.1146 \mathcal{G}_0^2 - \right) \\ & - 0.029 \mathcal{G}_0^4 \end{aligned} \right]$$

$$C_{P4} = -C_y^{\omega_z} \frac{\overline{b \omega_z V_{xc} V_{yc}}}{U_0^3} = -C_y^{\omega_z} (Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 X \left[\begin{aligned} & 0.5 - 0.0625 \mathcal{G}_0^2 + 0.0052 \mathcal{G}_0^4 - \\ & - \frac{\mathcal{G}_0}{\lambda_p} \left(0.125 - 0.0104 \mathcal{G}_0^2 \right) \end{aligned} \right]$$

$$C_{P5} = -C_y \frac{\overline{b^2 \dot{\omega}_z V_{xc} \sin \theta_c}}{U_0^3} = \frac{C_y \dot{\omega}_z (Sh_0)^2 \mathcal{G}_0}{\sqrt{2(2\lambda_p^2 + 1)}} \left\{ \left[1 - \frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.1875}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.117}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{0.103}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] + \left[\frac{2\sqrt{2}(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^3 \lambda_p^2 X^2}{\sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \left[0.1146 + \frac{0.0287}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \mathcal{G}_0^2 \left(-0.0104 + \frac{0.0026}{(2\lambda_p^2 + 1)} \right) \right] \right] \right\}$$

$$C_{P6} = \frac{\pi \overline{V_{yc} V_{nc}^2 \sin \mathcal{G}}}{2 U_0^3} = \frac{\pi \mathcal{G}_0}{8} \left\{ \frac{3}{\lambda_p^2} \left[\frac{1}{2\lambda_p} (1 - 0.972\mathcal{G}_0^2 + 0.371\mathcal{G}_0^4) - \mathcal{G}_0 (1 - 0.694\mathcal{G}_0^2 + 0.184\mathcal{G}_0^4) \right] + \mathcal{G}_0^2 \left(\frac{3}{2\lambda_p} - (Sh_0)^2 \mathcal{G}_0 X^2 \right) (1 - 0.417\mathcal{G}_0^2 + 0.08\mathcal{G}_0^4) + \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 X^2}{\lambda_p} (1.5 - 0.625\mathcal{G}_0^2 + 0.16\mathcal{G}_0^4) \right\}$$

$$C_{P7} = \frac{\overline{CV_{yc} U_c^2 \sin \mathcal{G}}}{U_0^3} = C \frac{\mathcal{G}_0}{2\lambda_p} \left[\frac{3}{4\lambda_p^2} (1 - 0.417\mathcal{G}_0^2 + 0.018\mathcal{G}_0^4) + (1 - 0.125\mathcal{G}_0^2 + 0.0052\mathcal{G}_0^4) + (Sh_0)^2 \mathcal{G}_0 X^2 \right]$$

$$C_{P8} = \frac{\overline{bm_z^\alpha \alpha_c U_c^2 \omega_z}}{U_0^3} = m_{z1}^\alpha (Sh_0)^2 g_0^2 X \left[\begin{aligned} & \frac{\sqrt{2\lambda_p^2 + 1}}{2\sqrt{2}\lambda_p} \left(1 - \frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0234}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} - \frac{0.0146}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right) + \\ & + \frac{1}{2\sqrt{2}\lambda_p \sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} \left(\begin{aligned} & 0.5 - 0.125g_0^2 + \frac{0.0625g_0^2}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \\ & + \frac{0.0469}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0117g_0^2}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \\ & + \frac{0.0049g_0^2}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{0.0171}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \end{aligned} \right) - \\ & - \frac{g_0}{2\sqrt{2}\sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \left(\begin{aligned} & 1 - 0.333g_0^2 + \frac{0.0052g_0^2}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \\ & + \frac{0.0117}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0039g_0^2}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} \end{aligned} \right) + \\ & + \frac{\lambda_p g_0^2}{\sqrt{2}\sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} \left(\begin{aligned} & 0.25 - 0.0417g_0^2 + \frac{0.0235}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \\ & - \frac{0.0039g_0^2}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0086}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \end{aligned} \right) + \\ & + \frac{(Sh_0)^2 g_0^2 \lambda_p X^2}{4\sqrt{2}\sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} \left(\begin{aligned} & 1.5 + \frac{0.5}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.328}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \\ & + \frac{0.234}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{0.188}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \end{aligned} \right) \end{aligned} \right]$$

$$C_{p9} = m_z^{\dot{\alpha}} \frac{\overline{\dot{\alpha}_c \omega_z b^2 U_c^2}}{U_0^4} = A_0 \left\{ \begin{aligned} & (0.5 - 0.125g_0^2)(1 - g_0\lambda_p) \left[1 - \frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0146}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] - \\ & - 0.5(1 - g_0\lambda_p) \left[\frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0234}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{0.0085}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} \right] + \\ & + 0.125g_0^2(1 - g_0\lambda_p) \left[0.5 - \frac{0.0469}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0122}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] - \\ & - g_0^2(0.25 - 0.0208g_0^2) \left[0.5 - \frac{0.0156}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0024}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] - \\ & - \frac{2}{(2\lambda_p^2 + 1)} \left[\left(\frac{0.25 - 0.0625g_0^2 -}{-g_0\lambda_p(0.25 - 0.0208g_0^2)} \right) \left(0.5 + \frac{0.0469}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} \right) \right] \end{aligned} \right\}$$

где

$$A_0 = \frac{m_z^{\dot{\alpha}} (Sh_0)^2 g_0 \sqrt{2\lambda_p^2 + 1}}{\sqrt{2}\lambda_p^2}.$$

$$C_{p10} = -m_z^{\omega_z} \frac{\overline{\omega_z^2 U_c^2 b^2}}{U_0^4} = -m_z^{\omega_z} \frac{(Sh_0)^2 g_0^2}{2} \left[1 + \frac{1}{4\lambda_p^2} + \frac{3(Sh_0)^2 g_0^2 X^2}{4} \right]$$

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

1.2 Сравнение с существующими теориями и экспериментом.

На рис. 2-10 представлено сравнение результатов численных решений по линейной и нелинейной теориям для коэффициентов тяги, мощности и полезного действия жесткого крыла с удлинением более 6, фазовым сдвигом между линейными и угловыми колебаниями, равном 90^0 , [13-16], экспериментальных результатов и

результатов вычислений по приведенным формулам (в предположении, что крыло бесконечное). Обращает на себя внимание тот факт, что в некоторых случаях экспериментальные результаты заметно отличаются от теоретических. Авторы работы [13] объясняют это обстоятельство вихреобразованием на передней кромке крыла. Результаты вычислений по приведенным выше формулам удовлетворительно согласуются с результатами численных решений.

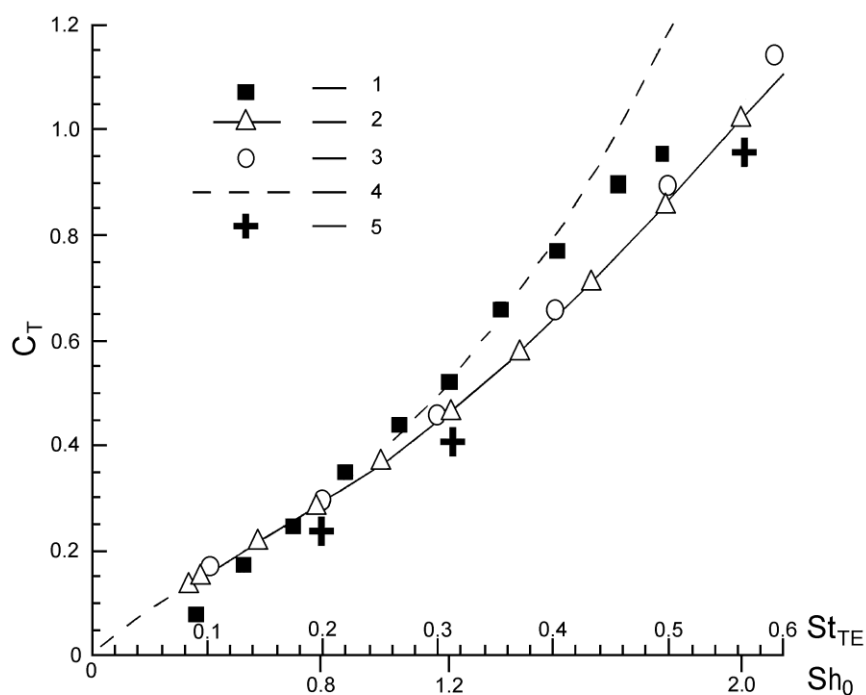


Рис. 2. Сравнение результатов экспериментального определения коэффициента тяги (1) [13], нелинейного численного решения (2,3) [13,16], линейной теории (4) и вычислений по приведенным формулам (5). Кинематические параметры крыла: $y_0/b = 0.75$, $\alpha_0 = 15^\circ$.

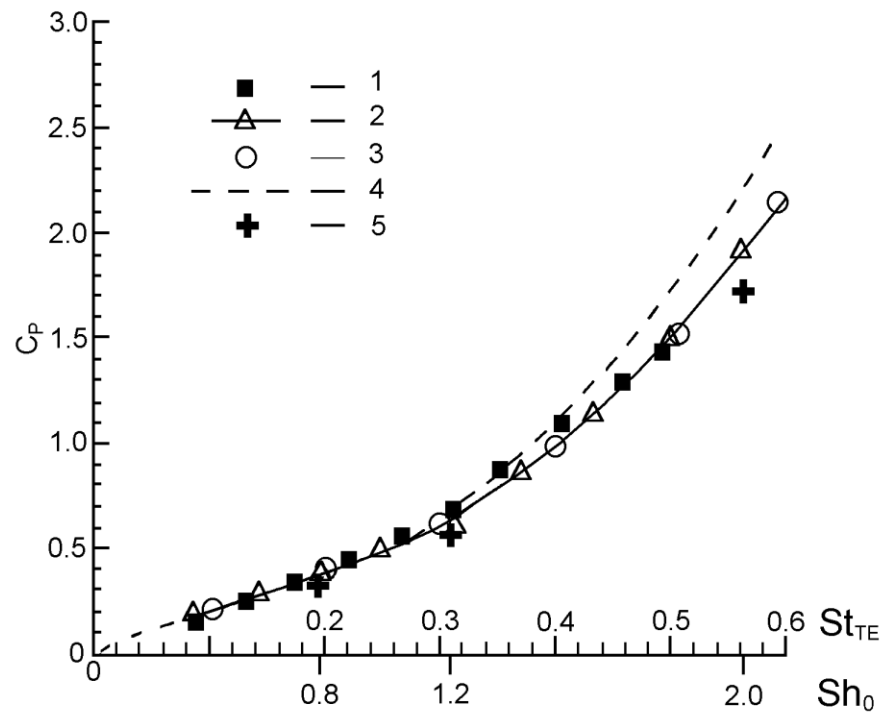


Рис. 3. Сравнение результатов экспериментального определения коэффициента мощности (1) [13], нелинейного численного решения (2,3) [13,16], линейной теории (4) и вычислений по приведенным формулам (5). Кинематические параметры крыла: $y_0/b = 0.75$, $\alpha_0 = 15^\circ$.

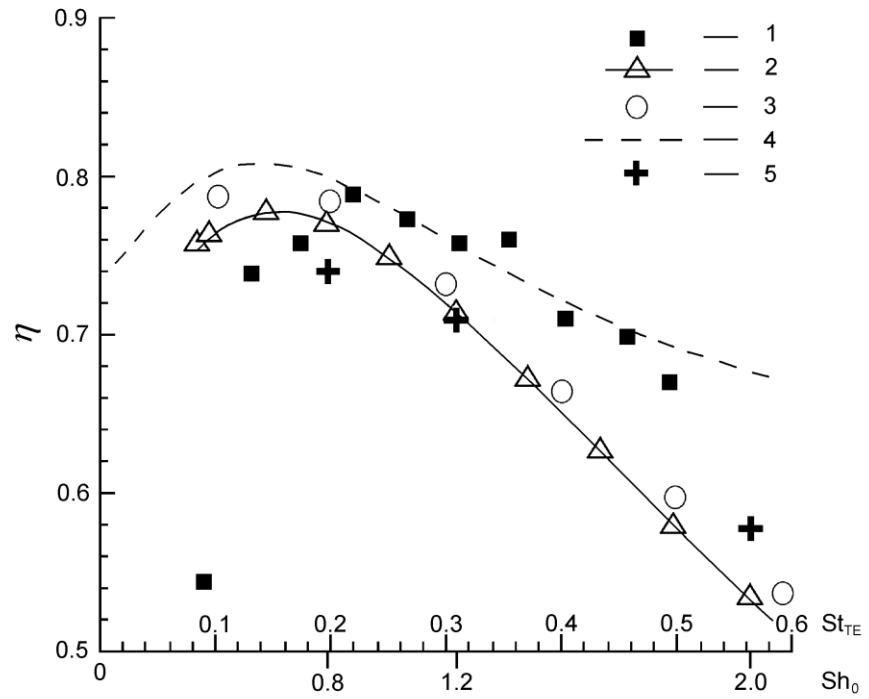


Рис. 4. Сравнение результатов экспериментального определения коэффициента полезного действия (1) [13], нелинейного численного решения (2,3) [13,16], линейной теории (4) и вычислений по приведенным формулам (5).

Кинематические параметры крыла: $y_0/b = 0.75$, $\alpha_0 = 15^\circ$.

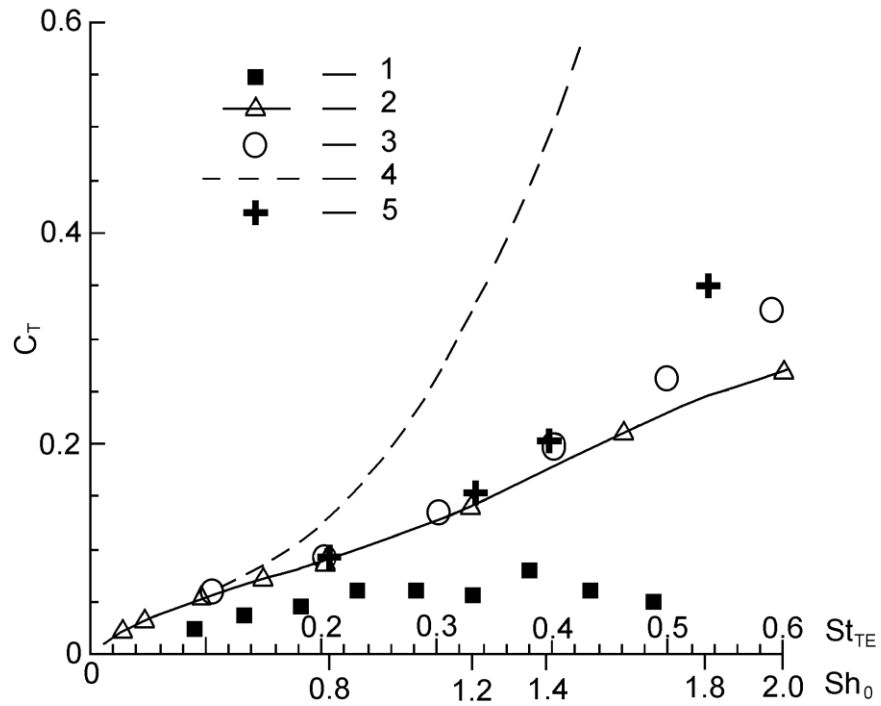


Рис. 5. Сравнение результатов экспериментального определения коэффициента тяги (1) [13], нелинейного численного решения (2,3) [13,16], линейной теории (4) и вычислений по приведенным формулам (5). Кинематические параметры крыла: $y_0/b = 0.75$, $\alpha_0 = 5^\circ$.

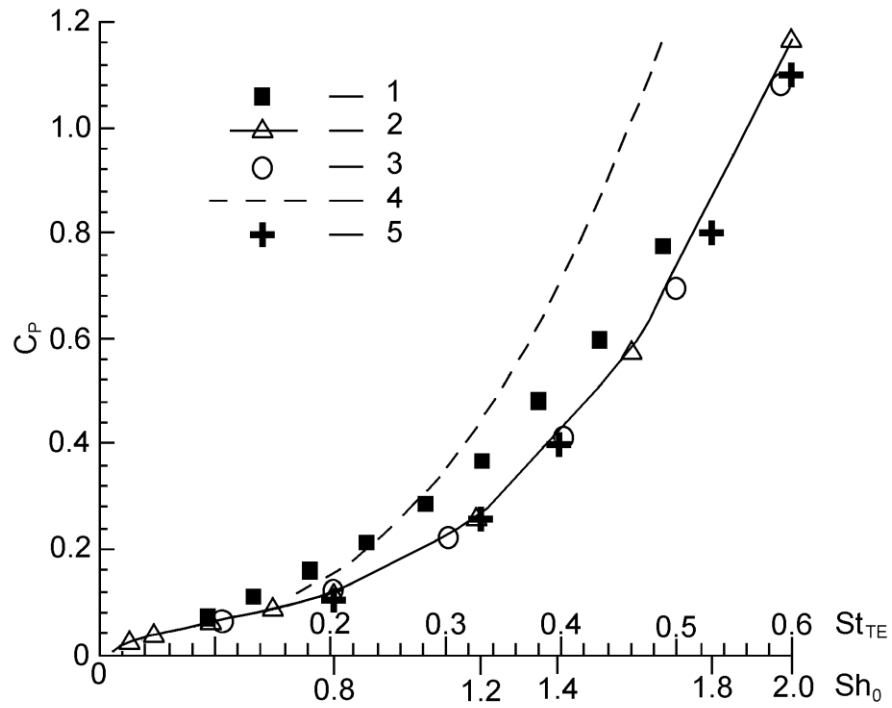


Рис. 6. Сравнение результатов экспериментального определения коэффициента мощности (1) [13], нелинейного численного решения (2,3) [13,16], линейной теории (4) и вычислений по приведенным формулам (5). Кинематические параметры крыла: $y_0/b = 0.75$, $\alpha_0 = 5^\circ$.

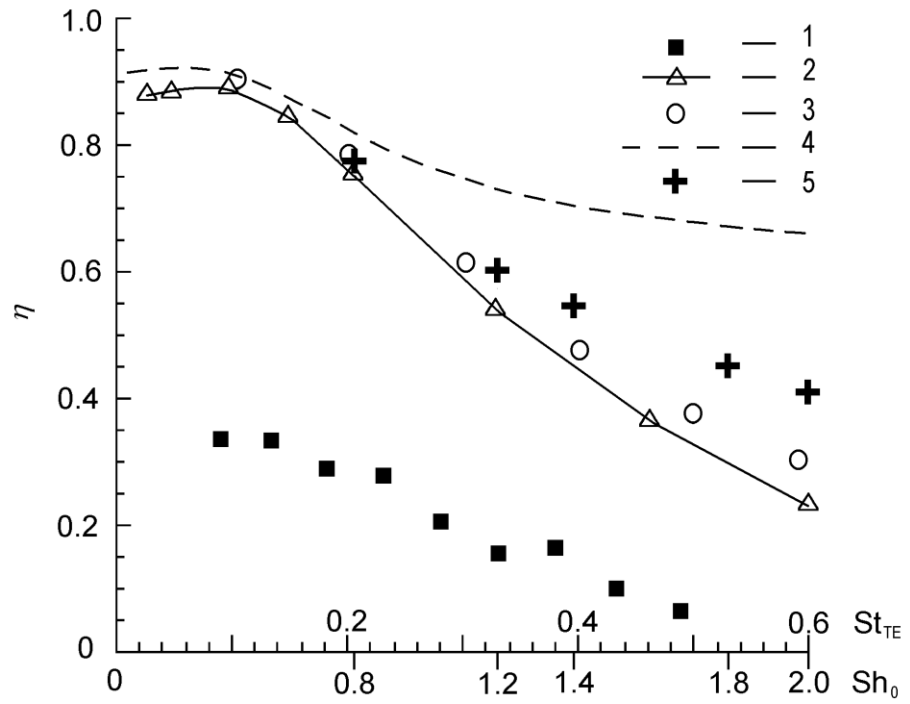


Рис. 7. Сравнение результатов экспериментального определения коэффициента полезного действия (1) [13], нелинейного численного решения (2,3) [13,16], линейной теории (4) и вычислений по приведенным формулам (5).

Кинематические параметры крыла: $y_0/b = 0.75, \alpha_0 = 5^\circ$.

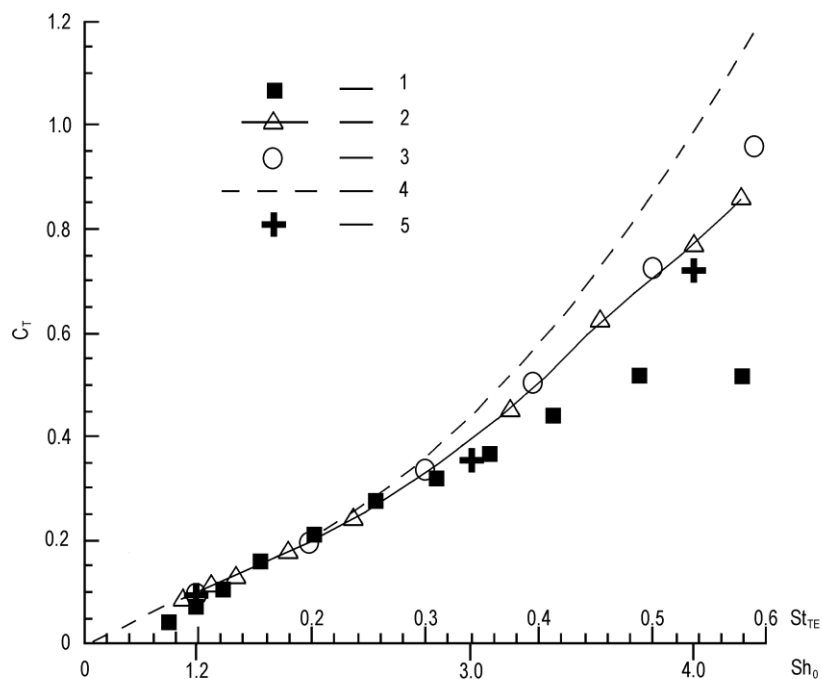


Рис. 8. Сравнение результатов экспериментального определения коэффициента тяги (1) [13], нелинейного численного решения (2,3) [13,16], линейной теории (4) и вычислений по приведенным формулам (5). Кинематические параметры крыла: $y_0/b = 0.25$, $\alpha_0 = 15^\circ$.

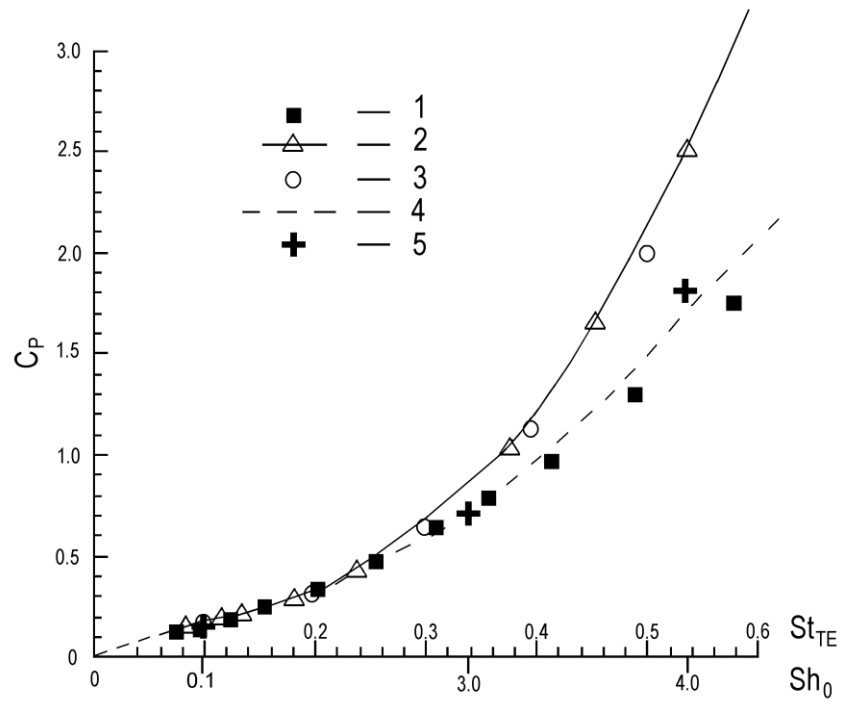


Рис. 9. Сравнение результатов экспериментального определения коэффициента мощности (1) [13], нелинейного численного решения (2,3) [13,16], линейной теории (4) и вычислений по приведенным формулам (5). Кинематические параметры крыла: $y_0/b = 0.25$, $\alpha_0 = 15^\circ$.

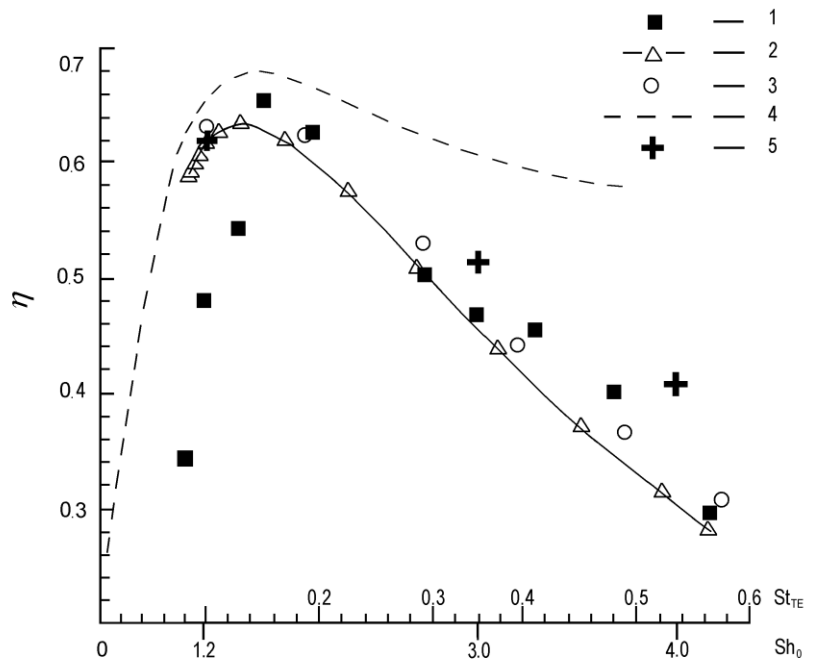


Рис. 10. Сравнение результатов экспериментального определения коэффициента полезного действия (1) [13], нелинейного численного решения (2,3) [13,16], линейной теории (4) и вычислений по приведенным формулам (5).

Кинематические параметры крыла: $y_0/b = 0.25$, $\alpha_0 = 15^\circ$.

2. Исследование взаимодействия компонентов сложного звукового сигнала в слуховой системе дельфинов: разработка методики и пилотные данные

2.1. Постановка задачи

Любые натуральные акустические сигналы, воспринимаемые слуховой системой, в том числе слуховой системой морских млекопитающих, имеют сложный спектральный состав. Одновременно воспринимаемые спектральные компоненты могут сложным образом взаимодействовать друг с другом, поэтому реакция слуховой системы на сложный сигнал не может быть однозначно предсказана по реакциям на каждый из компонентов в отдельности. Отсюда вытекает необходимость количественного исследования взаимодействия нескольких одновременно воздействующих спектральных компонентов звукового сигнала в слуховой системе.

Эта задача представляет особый интерес при исследовании слуховой системы дельфинов и других зубатых китов ввиду намного более широкого, чем у других млекопитающих, частотного диапазона, более острой частотной избирательности и более высокой временной разрешающей способности (обзор Supin et al., 2001).

Для решения поставленной задачи в данном проекте применен метод неинвазивной регистрации электрических реакций мозга (вызванных потенциалов). Благодаря значительному размеру слуховых ядер ствола у дельфинов, слуховые вызванные потенциалы, генерируемые стволотомозговыми отделами слуховой системы, могут быть зарегистрированы не только непосредственно в этих отделах, но и на значительном удалении от них, в том числе от поверхности тела без применения хирургических или иных инвазивных вмешательств. Наиболее известный из регистрируемых таким способом

феноменов – коротколатентный слуховой вызванный потенциал (КСВП), регистрируемый в ответ на короткое звуковое раздражение от поверхности головы дельфинов.

Предположение о возможности метода неинвазивной регистрации КСВП для исследования взаимодействия нескольких частотных компонентов основывалось на следующих данных. КСВП у дельфинов, благодаря высокой временной разрешающей способности их слуховой системы, способны возникать при весьма высоких частотах следования стимулов – более 1500 стимулов в секунду. При этом возникает суммарная электрическая реакция, состоящая из последовательности частично перекрывающихся во времени КСВП, которая воспроизводит ритм подачи звуковых сигналов – реакция следования огибающей (PCO). PCO у дельфинов может иметь частоту от 400-500 до 1200-1500 Гц.

Исходя из этого, была сформулирована следующая идея технологии исследования взаимодействия нескольких частотных компонентов сложного звукового сигнала. Звуковой сигнал состоит из нескольких несущих частот, все – в пределах частотного диапазона слуха дельфина и в пределах частотного диапазона, эффективного для вызова КСВП. У дельфинов этот диапазон простирается от 5-10 до 120-150 кГц. Каждая из несущих частот модулирована по амплитуде, причем частоты модуляции для каждой из несущих частот различаются. Диапазон частот модуляции должен быть в диапазоне, хорошо воспроизводимым реакцией следования огибающей, т.е. от 500 до 1500 Гц. Таким образом, каждая из несущих оказывается «меченой» определенной частотой модуляции. Ожидалось, что реакция следования огибающей будет воспроизводить все частоты модуляции, т.е. будет содержать смесь соответствующих частотных компонентов. Эти компоненты могут быть разделены обычным частотным анализом. По выраженности каждого из компонентов, можно будет судить, насколько велика реакция слуховой системы на соответствующую несущую частоту. Таким образом, можно будет отдельно

оценить реакцию на каждую из одновременно воздействующих звуковых частот, что дает инструмент для исследования их взаимодействия в слуховой системе.

Проверка этого предположения и разработка соответствующего метода были целью настоящей работы.

2.2. Методика исследования

Работа выполнена на Утришской морской станции ИПЭЭ РАН. Объектом исследования была взрослая самка дельфина белухи, содержащаяся в наземном бассейне объемом 9 x 4 x 1.2 м. Во время экспериментов уровень воды в бассейне понижался до 45 см, животное заводилось в носилки и частично поддерживалось ими в горизонтальном положении, частично опиралось на дно бассейна. Electroдам для неинвазивной регистрации электрической активности мозга служили диски из нержавеющей стали диаметром 10 мм, вмонтированные в силиконовые чашки-присоски диаметром 40 мм. Присоски служили для удержания электродов в контакте с поверхностью тела. Один из электродов (активный) располагался на дорзальной поверхности головы (выше уровня воды в бассейне) на расстоянии 5-7 см каудальнее дыхала. Второй электрод (референтный) располагался на спине или грудном плавнике.

Регистрируемые потенциалы усиливались ($k = 20000$) в диапазоне частот 100-5000 Гц и подавались на вход аналого-цифрового преобразователя (карта сбора данных DAQ-NI 6062, National Instruments) для ввода в компьютер. Для выделения слабых сигналов мозга из шума, создаваемого другими электроактивными тканями тела животного, использовали метод синхронного накопления; для получения одной записи вызванных потенциалов усредняли до 1000 реализаций при предъявлении стимулов с темпом 15-17 в секунду.

Звуковые сигналы (стимулы) синтезировались в цифровом виде, преобразовывались в аналоговый сигнал через ту же карту сбора данных, и после прохождения через усилитель мощности и аттенюатор транслировались через пьезокерамический преобразователь В&К8104, расположенный на расстоянии 1 м перед головой животного. Параметры звуковых сигналов контролировались калиброванным измерительным гидрофоном В&К8103, расположенным рядом с головой животного.

2.3. Результаты

В результате выполненных экспериментов установлено следующее.

При предъявлении тест-сигнала, содержащего одну несущую частоту, амплитудно модулированную синусоидальным сигналом, возникающая реакция следования огибающей хорошо воспроизводит частоту модуляции в диапазоне 500-1700 Гц, но наилучшим образом – в диапазоне 750-1250 Гц. На рисунке 11 представлены примеры РСО, вызванных:

- несущей частотой 45 кГц, модулированной частотой 750 Гц (1),
- несущей частотой 64 кГц, модулированной частотой 1000 Гц (2) и
- несущей частотой 90 кГц, модулированной частотой 1250 Гц (3).

Во всех трех случаях регистрируемая реакция содержит начальный вызванный потенциал на включение звукового сигнала и последующую ритмическую компоненту, воспроизводящую частоту модуляции сигнала (750, 1000 и 1250 Гц, соответственно).

Запись 4 на рисунке 11 – реакция, возникающая в ответ на звуковой сигнал, состоящий из *пяти* компонент: несущие частоты 45, 54, 64, 76 и 90 кГц (1/4-октавный шаг), модулированные соответственно частотами 750, 875, 1000, 1125 и 1250 Гц (интервалы между частотами модуляции 125 Гц). В этом случае регистрируемая реакция имеет более сложный характер: после начального ответа на включение сигнала следует

реакция, содержащая различные по форме компоненты; видны биения (повторяющиеся компоненты) с интервалами 8 мс, что соответствует интервалу 125 Гц между частотами модуляции.

Длительность реакции следования огибающей равна длительности стимулирующей посылки и составляет десятки миллисекунд (на рис. 11 – 32 мс). Это позволяет, выполнить Фурье-преобразование с достаточно дробным шагом порядка десятков Гц (для реакции длительностью 32 мс шаг Фурье представления 1/32 кГц) и с высокой точностью оценить величину отдельных частотных компонентов. Частотные спектры реакций, приведенных на рис. 11, показаны на рис. 12. Реакции на отдельные частотные компоненты (1-3) характеризуются четким спектральным пиком на частоте модуляции (750, 1000 и 1250 Гц, соответственно). Реакция на смесь пяти частотных компонентов (4) характеризуется наличием всех пяти спектральных пиков (750, 875, 1000, 1125 и 1250 Гц), демонстрируя, что все «меченые» несущие частоты звукового сигнала вызывают реакции слуховой системы на частотах модуляции.

Рисунок 12 также демонстрирует важное свойство реакции на комплексный звуковой сигнал: амплитуды спектральных пиков комплексной реакции намного ниже, чем амплитуды спектральных пиков реакций на отдельно предъявляемые несущие частоты той же интенсивности и при той же частоте модуляции. Этот факт указывает на взаимодействие одновременно предъявляемых частотных компонентов, причем взаимодействие (в данном случае – взаимное угнетение) весьма эффективное, поскольку амплитуда компонентов реакции меняется в несколько раз.

Таким образом, предложенная методика позволяет с высокой точностью измерять величины реакций на каждый из нескольких одновременно предъявляемых частотных компонентов звукового сигнала, что дает инструмент для исследования взаимодействия этих компонентов в слуховой системе дельфинов.

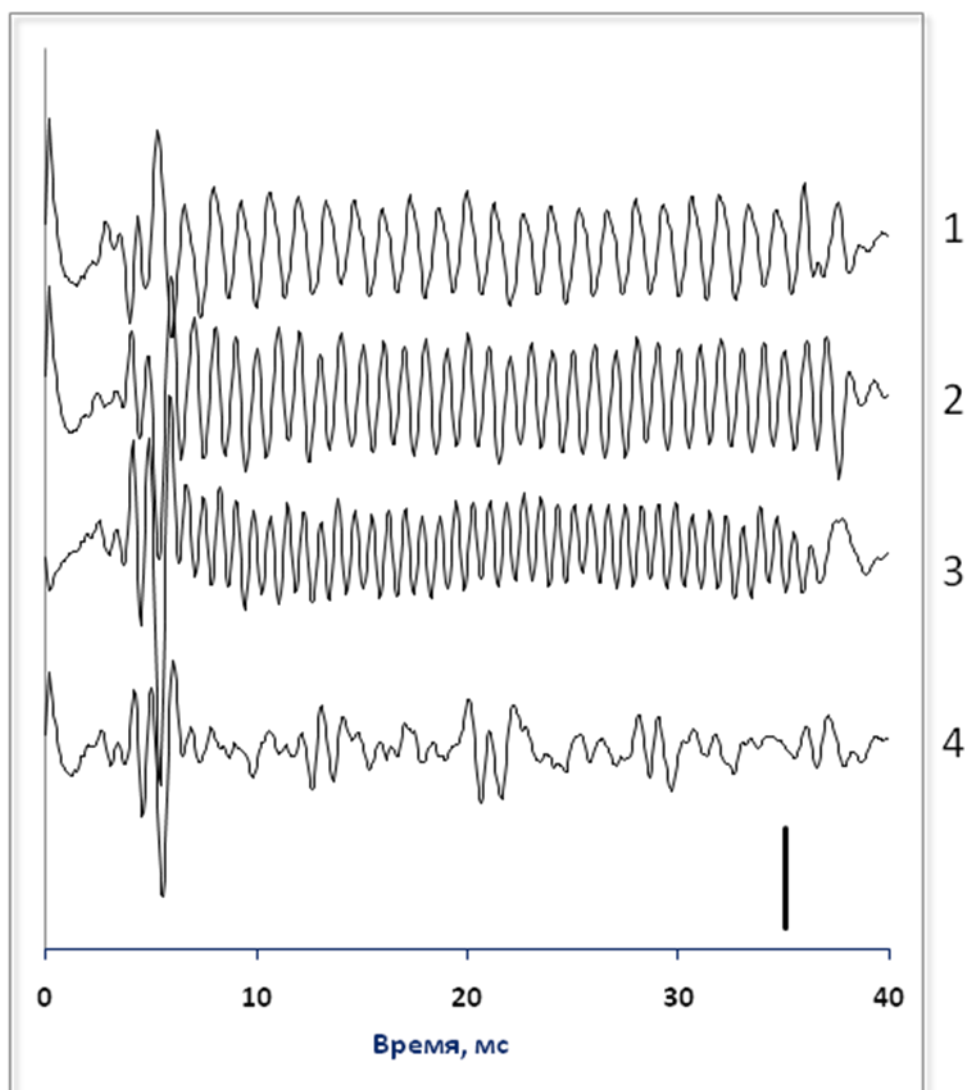


Рис. 11. Реакции следования огибающей на индивидуально предъявляемые амплитудно-модулированные сигналы и на смесь нескольких одновременно предъявляемых сигналов.

1 – несущая частота 45 кГц, частота модуляции 750 Гц. 2 – несущая частота 64 кГц, частота модуляции 1000 Гц. 3 – несущая частота 90 кГц, частота модуляции 1250 Гц. 4 – смесь несущих частот 45, 54, 64, 76 и 90 кГц модулированных частотами 750, 875, 1000, 1125 и 1250 Гц соответственно. Калибровка 1 мкВ.

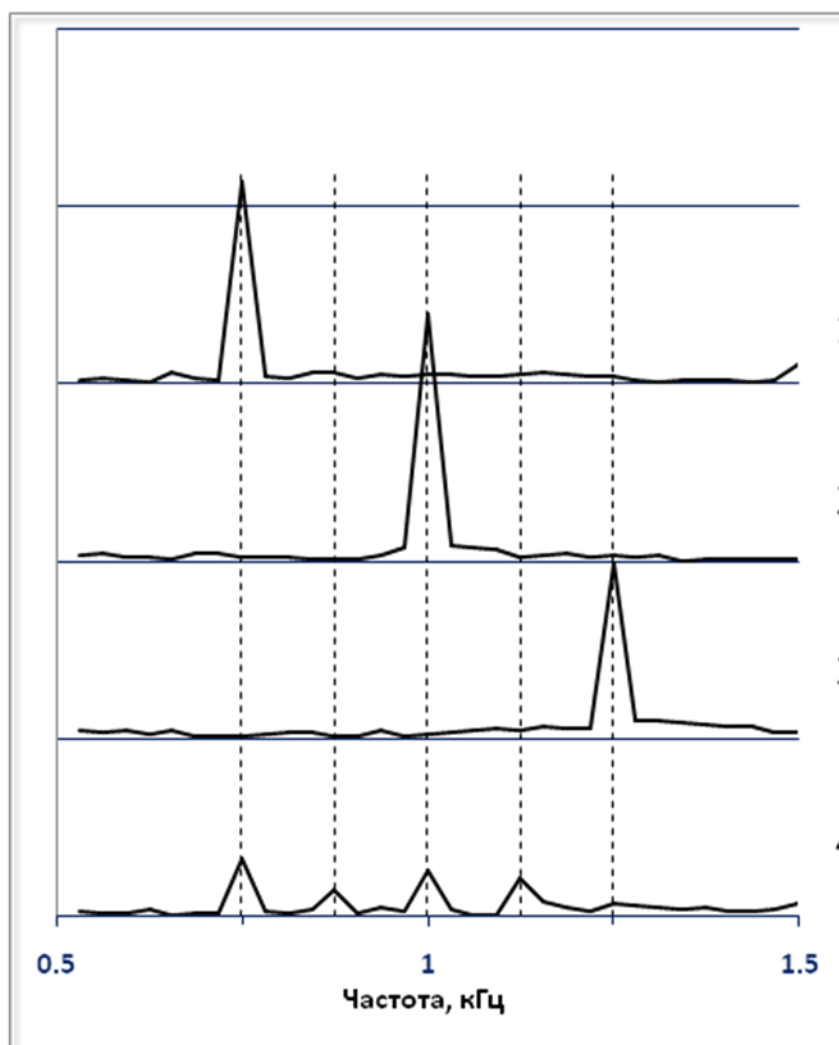


Рис. 12. Частотные спектры реакций, представленных на рис. 11. Спектры 1-4 соответствуют осциллограммам 1-4 на рис. 11. Пунктирные линии отмечают частоты модуляции, использованные для пяти компонентов (от 750 до 1250 Г)

3. Изменчивость индивидуальных сигналов афалин

Были продолжены исследования индивидуально-специфичных тональных сигналов (индивидуальных сигналов) черноморских афалин (*Tursiops truncatus* Montagu). Обобщение данных многолетних исследований (более 10 000 сигналов на 17 дельфинах – 5 взрослых самцах, 2 самцах подростках, 1 детёныше самца в возрасте 3.5 и 10 месяцев и 9 взрослых самках), полученных на временно изолированных и имеющих социальный контакт дельфинах, позволило не только исследовать роль психофизиологических и социальных факторов в появлении в сигнализации афалин индивидуальных сигналов, но и проанализировать изменчивость сигналов этого типа в эмоциональном (при стрессе и в отсутствии стресса) и социальном (при наличии социального контакта и при изоляции) контекстах.

Основные случаи появления в сигнализации дельфинов индивидуальных сигналов или перехода животных к преимущественному продуцированию этих сигналов (так называемая, стереотипная сигнализация) были зарегистрированы в различных стрессовых ситуациях, при временной изоляции, при адресации к находившимся около бассейнов тренерам, непонимании новой экспериментальной задачи.

Анализ сигналов на динамическом спектрографе и с использованием специальной компьютерной программы Avisoft-SASlab pro (версия 4.2) показал, что помимо индивидуальных сигналов у дельфинов (за


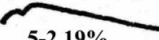

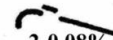
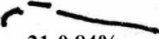

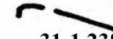
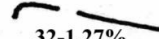

исключением детёныша) встречались около 100 типов тональных сигналов с различными частотно-временными параметрами. Однако у всех животных, включая детёныша в возрасте около 3.5 месяцев, чётко выделялись стереотипные индивидуальные сигналы, в некоторых случаях (при сильном эмоциональном напряжении) составлявшие до 90% и более всех тональных сигналов. В индивидуальных сигналах и самцов, и самок всегда присутствовал стабильный стереотипный базовый элемент, имеющий характерную для конкретной особи форму контура (форму огибающей основной частоты). При этом индивидуальный сигнал у разных животных мог включать 1 или меняющееся (1-8) количество базовых элементов структуры. В редких случаях встречались фрагменты (начальные и конечные) базового элемента или варианты элементов базового типа. Помимо сигналов основного типа контура дельфины продуцировали индивидуальные сигналы, содержавшие в своей структуре не только элементы базового типа, но и разнообразные дополнительные элементы. Кроме того, индивидуальные сигналы могли комбинироваться с широкополосными импульсными сигналами разных типов. В качестве примера разных типов изменчивости индивидуальных сигналов рассмотрены типы контура этих сигналов у двух взрослых самок афалины, наблюдения за которыми велись в течение 8 месяцев во время всего периода их адаптации к условиям неволи и в дальнейшем в процессе постоянного повышения экспериментальной нагрузки (Рис.13, Рис. 14). У обеих самок сигналы основного типа контура (включавшие только стереотипные базовые

элементы) составляли около 90% всех сигналов. Интересно, что в процессе первоначальной адаптации, особенно в процессе приручения дельфинов тренерами, работавшими в воде, доля вариантов индивидуального сигнала, включавших помимо базовых элементов дополнительные элементы структуры, увеличивалась. При этом в случаях, когда адаптированные дельфины издавали отдельные индивидуальные сигналы или короткие серии индивидуальных сигналов для адресации подошедшим к мосткам тренерам или при непонимании новой экспериментальной задачи, эти сигналы обычно представляли собой стереотипные сигналы основного типа контура без дополнительных базовых элементов. В целом у всех дельфинов одним из наиболее постоянных параметров было максимальное значение основной частоты их сигналов. Этот параметр, составлявший у разных дельфинов от 14 до 18 кГц, у конкретной особи изменялся в большинстве случаев в пределах 100-200 Гц. Длительность сигналов, начальная и конечная частоты менялись в более значительных пределах и зависели от ситуации. Так, например, у дельфинов, временно изолированных от других особей длительность сигнала постепенно увеличивалась.

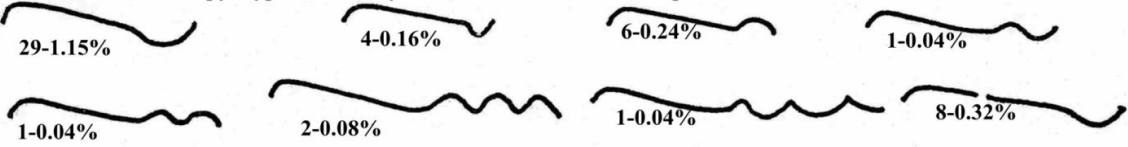
I. Базовый тип структуры индивидуального сигнала и его частотно-временные характеристики

$f_{нач.} \sim 6.3 \text{ кГц}$
 $f_{макс.} \sim 15.5 \text{ кГц}$
 $f_{кон.} \sim 4.8 \text{ кГц}$
 Длит. $\sim 0.8 \text{ с}$

II. Варианты и фрагменты структуры базового типа индивидуального сигнала.

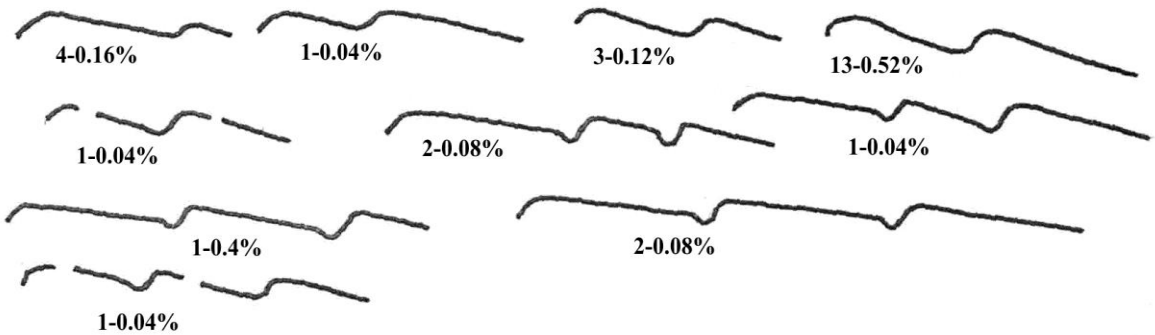
Базовый тип структуры	Варианты базового типа	Фрагменты индивидуальных сигналов	
 2221+27комб. с имп. - 89.53%	 5-2.19%	 43-1.71%	 2-0.08%
	 21-0.84%	 32-1.27%	 31-1.23%
	 32-1.27%	 13-0.52%	

III. Усложнение структуры индивидуальных сигналов за счёт присоединения дополнительных элементов.



IV. Варианты сигналов, содержащие в своей структуре более одного базового элемента.

А. Удвоение и утроение.



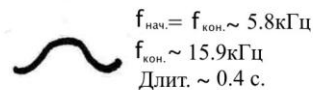
Б. Добавление концевых фрагментов.



% рассчитан от общего количества индивидуальных сигналов- 2511.
 комб. сигналы- индивидуальные сигналы, комбинированные с импульсными.

Рис. 13. Изменчивость индивидуального сигнала самки №1

I. Базовый элемент структуры индивидуального сигнала и его частотно-временные характеристики.



II. Образование индивидуальных сигналов за счёт наращивания числа базовых элементов.

Число базовых элементов в структуре индивидуальных сигналов							
1	2	3	4	5	6	7	8
146 + +1 комб. = = 11.10%	202 - 16.77%	265 - 20.02%	155 - 11.71%	47+ 2 комб. 3.55%	15- 1.13%	9- 0.68%	1- 0.08%
8-0.6%	10-0.76%	2-0.16%	20-1.51%	1- 0.08%			
1-0.08%	103-7.78%						
12-0.9%	1-0.08%						

III. Усложнения структуры индивидуальных сигналов за счёт присоединения к ним дополнительных элементов.

Число базовых элементов в структуре индивидуального сигнала							
2	3	4	5	6	7	8	
1-0.08%	130-9.82%	4+1 комб.- 0.38%	8-0.6%				
21+3 комб.- 1.81%	15+13 комб.- 2.11%	70+8 комб.- 3.89%	18+ +1 комб.; +2 комб. 1.44% ; 0.53% ; 0.08%	5+ 0.53%	1 0.08%		
1-0.08%							
	1-0.08%						

%рассчитан от общей суммы индивидуальных сигналов - 1324.

комб. - индивидуальные сигналы, комбинированные с импульсными сигналами.

Рис. 14. Изменчивость индивидуального сигнала самки №2

В целом, результаты наших исследований показывают, что вне зависимости от контекста, индивидуальные сигналы афалин были достаточно стереотипными и выделялись среди других типов тональных сигналов. Присоединение дополнительных элементов в структуре индивидуальных сигналов, появляющихся, прежде всего, на стадии первичной адаптации и приручения дельфинов, совпало с переходом животных от стереотипного типа сигнализации (построенной преимущественно из индивидуальных сигналов), связанной с их сильным эмоциональным напряжением, к более разнообразной сигнализации. Возможно, увеличение разнообразия индивидуальных сигналов также свидетельствовало о снижении эмоционального напряжения животных.

4. Особенности реакций электрогенераторной системы африканского клюворыла *Mormyrus kannume* (Mormyridae, Mormyriiformes) на внешние электрические стимулы

Африканские слабоэлектрические рыбы отряда Mormyriiformes обладают специализированным электроориентационным комплексом, состоящим из системы генерации серий электрических импульсов и высоко чувствительной системой обработки электросенсорной информации (электросенсорная система). Этот комплекс обеспечивает как внутривидовое общение мормирид, так и решение ими целого ряда интереснейших этологических задач, включающих в себя ближнюю электроориентацию, распознавание пола, готовности к размножению и других.

В отличие от сильноэлектрических рыб, разряды электрических органов мормирид и гимнотид несут в себе не столько энергетическую, сколько

информационную нагрузку — это либо символы определенного социального поведения, либо характеристики структуры окружающего тело рыбы пространства. Очевидно, что одновременное выполнение и электрокоммуникационной и электролокационной функций требует высокого уровня специализации как генерирующей, так и воспринимающей электрическую информацию систем. Очевидна противоречивость задач, стоящих перед системой "электрические органы—электрорецепторы".

Действительно, восприятие электрических разрядов от конспецифичных особей требует высокой чувствительности воспринимающих органов, 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 слабоэлектрических рыб выработался ряд высокоспециализированных адаптаций, затрагивающих структуру разряда, организацию периферического рецепторного аппарата, пути распространения афферентной импульсации, центры ее обработки в различных отделах головного мозга и связь этих отделов со структурами, управляющими электрическими разрядами.

Одним из наиболее ярко проявляющихся у слабоэлектрических рыб адаптационных приспособлений к окружающему "электрическому шуму" от симпатрических особей является так называемая реакция избегания помех, впервые экспериментально изученная на *Eigenmannia* Т. Буллоком и др. [1]. Сущность ее (для волновых видов) состоит в следующем. Если вблизи рыбы, частота разряда электрического органа которой f_1 , появляется электрическое поле (искусственного

происхождения или от другой рыбы) с частотой f_2 , близкой к f_1 , то животное отвечает сдвигом собственной частоты в сторону, увеличивающую разность $\Delta = f_2 - f_1$. Социальное значение этой реакции очевидно: сдвигая частоту работы своего собственного электрического органа, рыба избегает подавления своих электрорецепторных каналов шумом от постороннего источника, снижающую разрешающую способность электролокации. Интересны поведенческие эксперименты [18] на двух особях *Eigenmannia*, в которых обе рыбы сдвигали частоты импульсации своего электрического органа в противоположных направлениях, когда они чувствовали поля друг друга и возвращались к исходным частотам, когда связь между ними прерывалась. Итак, реакция избегания помех есть выработанный в процессе эволюции способ минимизации влияния, оказываемого электрическими разрядами симпатрических особей на работу электролокационных систем.

Слабоэлектрические рыбы с пульсирующим характером разряда (мормириды и некоторые представители гимнотид) также выработали механизмы избегания от помех, однако их принцип совершенно иной. Вероятность ухудшения электролокации у двух близко расположенных рыб пропорциональна произведению $(f_1 \times d_1) \times (f_2 \times d_2)$ 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 следующей защитой 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. Именно с этим

связано учащение импульсации у мормирид, вызванное появлением любого "нового" стимула. Итак, реакция избегания помех есть выработанный в процессе эволюции способ минимизации влияния, оказываемого электрическими разрядами симпатрических особей на работу электролокационных систем.

Реакции ухода от помех у слабоэлектрических рыб с пульсирующим характером разряда выявляются в экспериментах, когда в бассейн с тестируемым животным подаются электрические сигналы или искусственного происхождения, или от конспецифичной особи. При этом с помощью специальных методов (программ) исследуется влияние этих сигналов на распределение последовательностей межимпульсных интервалов (ПМИ) между разрядами тестируемой особи.

Считается, что последовательности межимпульсных интервалов являются одним из важных каналов передачи информации при электрокоммуникации у клюворылых [19]. Доказательством этому являются, в частности, особые изменения ПМИ, обнаруженные у некоторых видов клюворылых, в ответ на РЭО конспецифичной особи или на искусственный электрический сигнал. Известны два типа изменений ПМИ, проявляющихся в отклонениях от равновероятного распределения по времени следующего за внешним сигналом тестируемой особи на постстимульной гистограмме латентностей. Изменением ПМИ первого типа является «эхо-ответ» или ответ с предпочитаемой латентностью (ОПЛ) – «preferred latency response (PLR)» в англоязычной литературе. ОПЛ заключается в повышенной вероятности генерации следующего за внешним стимулом после определенной паузы, называемой «предпочитаемой латентностью» (что проявляется в появлении на постстимульной гистограмме латентностей соответствующего пика). Изменением ПМИ второго типа является избегание предпочитаемой латентности (ИПЛ) – «preferred latency avoidance» в англоязычной литературе. ИПЛ заключается в пониженной вероятности генерации

следующего за внешним стимулом после определенной паузы (что проявляется в появлении на постстимульной диаграмме латентностей соответствующей ямы).

Изменения ПМИ в ответ на внешний электрический сигнал (ОПЛ и ИПЛ) обнаружены у клюворылых разной систематической принадлежности: у *Gnathonemus petersii* [3,4], *Mormyrus rume* [5], *Mormyrops anguilloides* [6] и *Pollimyrus isidori* [7,8]. В качестве объяснений функциональной роли этих изменений ПМИ рассматривались следующие возможности. Во-первых, предполагалось, что они служат для избегания помех при электролокации объектов: рыба, сохраняя определенное латентное время между разрядами, тем самым уменьшает вероятность совпадения своего разряда с РЭО других особей [26]. Во-вторых, допускалось, что эти изменения являются инструментом социальной коммуникации рыб, позволяющим распознавать и, соответственно, различать конспецифичные внешние сигналы при межвидовых взаимодействиях [21]. Наконец, Люкер и Крамер [26], обнаружив у половозрелых особей *Pollimyrus isidori* лишь один тип изменений ПМИ у рыб каждого пола (ОПЛ у самцов и ИПЛ у самок) и не обнаружив никаких изменений ПМИ в ответ на внешний сигнал у неполовозрелых особей, предположили, что такие ответы являются меткой полового статуса особи при внутривидовой коммуникации.

Целью данной работы являлось выявление связи между полом особи и типом ее ответа (путем изменения ПМИ) на внешний электрический стимул у африканского короткоперого клюворыла *Mormyrus kannume* – вида, ранее в этом отношении не изучавшегося.

Исследованный материал – 32 особи *M. kannume*, стандартной длины 207-422 мм – был получен в 2007-2008 гг. из рек Гибе (8° 14' с.ш., 37° 35' в.д.) и Годжеб (7° 15'15" с.ш., 36° 48' в.д.) в бессточном бассейне реки Омо и озера Туркана в юго-западной Эфиопии. Опыты проводились в полевых условиях с использованием воды из водоемов, где были пойманы рыбы, которые акклимировались перед опытами в 40-литровых

контейнерах с аэрируемой водой от 2 часов до 2 дней, а затем помещались в экспериментальный аквариум (50x20x20 см) с аэрированной водой (температура 26-28° С, удельное электрическое сопротивление около 9 кΩсм). Стимуляция прямоугольными импульсами однородного электрического поля длительностью 0.6 мс осуществлялась через пластины из нержавеющей стали, закрепленные в торцах аквариума, с помощью изолирующей приставки с автономным питанием. Напряженность поля в аквариуме в каждом опыте устанавливалась примерно в 2-3 раза выше порогового значения реакции, а вектор поля совпадал с продольной осью рыбы. Усиленные РЭО (дифференциальный усилитель с полосой частот 15 Гц-50 кГц), подавались на вход аналого-цифрового преобразователя (DAQ-card AI-16E-4, National Instruments), соединенного с входом ноутбука. Соответствующие программы, написанные на основе пакета LabView 7.0, позволяли буферизировать входящую информацию и записывать электрические разряды в отдельные файлы, а, кроме того, в реальном времени строить постстимульные гистограммы латентности. После опытов рыб усыпляли и определяли пол при вскрытии; подавляющее большинство особей в сезон вылова (январь-март) находилось в преднерестовом состоянии или в процессе нереста (с текучими половыми продуктами), поэтому никаких трудностей с определением пола не возникало.

Электрические разряды *M. kannume* (рис. 15) представляют собой

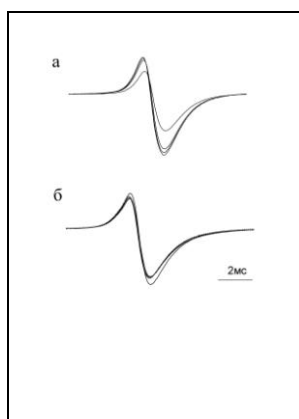


Рис. 15. Наложение 4-х электрических разрядов, совмещенных по переднему фронту у самки (а) и самца (б) *Mormyrus kannume*. Частота оцифровки 200 кГц.

двухфазные импульсы (длительность первой фазы – около 2,5 мс; второй – около 6 мс), сходные по форме с РЭО других представителей рода [28-30]. Существенных различий в характеристиках РЭО самцов и самок у *M. kannume* не наблюдается в отличие от некоторых других клюворылых (например, *Marcusenius macrolepidotus* [29]).

У 28 особей при воздействии электрических стимулов, подававшихся в аквариум с постоянным периодом следования (400 мс), на этом временном интервале были зарегистрированы путем синхронного со стимулом накопления последовательности РЭО тестируемой рыбы изменения ПМИ (либо ОПЛ, либо ИПЛ – рис. 16). В опыте на каждой особи записывались от 2 до 5 гистограмм с варьированием интенсивности поля (в диапазоне 5-25 мВ/см) до появления ясно выраженных ответов. Однако у четырех особей, несмотря на изменения стимула в широком диапазоне амплитудных и временных параметров, отчетливых реакций получить не удалось.

Из 15 самцов с ясными изменениями ПМИ у 13 зарегистрирован ОПЛ, у двух – ИПЛ. Из 13 самок с ясными изменениями ПМИ у восьми

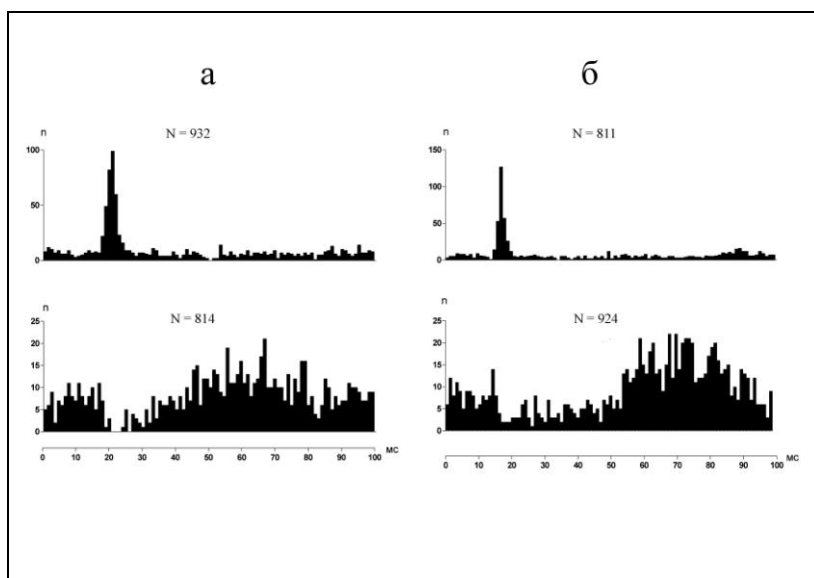


Рис. 16. Постстимульные гистограммы латентности разрядов электрического органа двух самок (а) и двух самцов (б) *Mormyrus kannume*. N – общее число разрядов на каждой гистограмме; n – число разрядов, нормированное на ширину бина (1 мс). Верхние гистограммы – примеры ответов с предпочитаемой латентностью, нижние – примеры ответов с избеганием предпочитаемой латентности.

зарегистрирован ОПЛ, у пяти – ИПЛ. Таким образом, в отличие от опытов Люкера и Крамера [26] на *Pollimyrus isidori*, у тестированных особей *Mormyrus kannume* у особей каждого пола были обнаружены оба типа изменений ПМИ (рис. 16). Более того, по имеющимся данным мы даже не можем отвергнуть гипотезу о том, что оба типа изменений ПМИ встречаются у рыб разного пола с одинаковой частотой ($\chi^2 = 1.20$ с поправкой Йетса, $p > 0.25$), хотя ОПЛ встречался чаще у самцов, чем у самок.

Наши результаты показывают, что закономерность, обнаруженная Люкером и Крамером [26] на *Pollimyrus isidori* (ОПЛ встречается только у зрелых самцов, а ИПЛ – только у зрелых самок), не распространяется на все виды клюворылых. Таким образом, тип изменений ПМИ в ответ на внешний электрический стимул не является у клюворылых универсальной меткой пола у половозрелых особей. Заметим, что в более поздней работе на другом виде рода *Pollimyrus* (*P. adpersus*) обсуждаемую закономерность связи изменений ПМИ с полом особей выявить также не удалось [31]. В свете наших данных предположение [32] о связи типа ответов со статусом особи в агрессивных внутривидовых взаимодействиях кажется предпочтительной. В связи с этим наиболее интересным представляется вопрос о возможной смене типа ответа у отдельной особи в зависимости от ее роли в таких взаимодействиях или каких-либо иных условий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Создана доступная широкому кругу исследователей математическая модель жесткого крыла, аппроксимирующего хвостовую лопасть дельфина. Предложены расчетные формулы, дающие возможность проводить оперативную оценку гидродинамических сил и КПД, развиваемых крылом. Проведено сравнение расчетов по предложенным формулам с имеющимися в литературе численными решениями, которое показало удовлетворительное согласие.

Показано, что возникающая при стимуляции слуховой системы дельфина сложным сигналом последовательность вызванных потенциалов воспроизводит суммарную форму модулирующего сигнала, т.е. содержит частотные компоненты, соответствующие всем частотам модуляции. Показано также, что вне зависимости от контекста, индивидуальные сигналы афалин достаточно стереотипны и выделяются среди других типов тональных сигналов.

В экспериментах на 32 особях африканского клюворыла *Mormyrus kannume* впервые выявлены реакции его электрогенераторной системы на предъявление слабых периодических (период 400 мс) электрических сигналов. Показано, что в результате такого рода воздействия распределение последовательностей межимпульсных интервалов может существенно отклоняться от равновероятного двояким образом: вероятность появления разряда электрического органа после прихода стимула либо увеличивается на интервале около 20 мс (так называемый «эхо-ответ»), либо уменьшается (эффект избегания) (Рис. 16). Показано, что в отличие от ранее опубликованных исследований на представителях мормирид других видов, в случае с *Mormyrus kannume* характер ответа не определяется полом особи – как у половозрелых самцов, так и у половозрелых самок этого вида зарегистрированы оба типа реакции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Белоцерковский С.М.* О коэффициентах вращательных производных // Тр. ЦАГИ. 1958. Вып.725. С. 5-28.
2. *Зайцев А.А., Федотов А.А.* Обтекание идеальной несжимаемой жидкостью тонкого крыла конечного размаха, колеблющегося с большой амплитудой. // Известия Академии наук СССР. Механика жидкости и газа. 1986. № 5. С. 75 – 82.
3. *Некрасов А.И.* Теория крыла в нестационарном потоке. М.: Изд-во АН СССР. 1947.
4. *Пушков С.Г., Романенко Е.В.* Гидродинамические силы, действующие на жесткое крыло при его движении с большими амплитудами поперечных и угловых колебаний // Успехи соврем. Биологии. 2000. Т. 120. № 2. С. 207.
5. *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 соврем. Биологии. 2006. Т. 126. № 3. С. 318.
6. *Романенко Е.В.* Гидродинамика рыб и дельфинов. М.: КМК. 2001. 412 с.
7. *Романенко Е.В., Пушков С.Г.* // ж. Фундаментальная и прикладная гидрофизика. (в печати)
8. *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.
9. *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 соврем. Биологии. 2007. Т. 127. № 3. С. 299.

10. *Седов Л.И.* Плоские задачи гидродинамики и аэродинамики. М.: Наука, 1966.
11. *Федотов А.А.* Исследование обтекания идеальной жидкостью тонкого крыла конечного размаха, колеблющегося с большой амплитудой. 1987. Канд. дисс. Москва.
12. *Шеховцов А.В.* Нелинейная математическая модель работы хвостового плавника дельфина. // Прикладна гідромеханіка. 1999. Том 1(73). № 2. С. 71 – 88.
13. *Anderson J.M., K. Streitlien, D.S. Barret, M.S. Triantofillou* Oscillating foils of high propulsive efficiency // J. Fluid Mech. 1998. V. 360. P. 41.
14. *G. Pedro, A. Suleman, N. Djilali.* A numerical study of the propulsive efficiency of a flapping hydrofoil // Int. J. Numer. Meth. Fluids. 2003, V. 42. pp. 493-526.
15. *Romanenko E.V.* Fish and Dolphin Swimming. Sofia-Moscow. Pensoft. 2002. 430 p.
16. *Shuchi Yang, Shijun Luo, Feng Liu, Her-Mann Tsai.* Computation of the Flows over Flapping Airfoil by the Euler Equations // The AIAA 43rd Aerospace Sciences Meeting, Reno, NV, Jan. 10-13, 2005.
17. С.Г. Пушков, Е.В. Романенко, В.Н. Лопатин. Индуктивное сопротивление жесткого крыла // Успехи современной биологии. 2008. том 128. №6.
18. *Bullock T.H., Hamstra R.H., Scheich H. J.* Comp.Physiol. 1972. V.77. P/1-22.
19. *Hopkins C.D.* In: Electroreception. Wiley, N.Y., etc.: 1986. P. 527-576.
20. *Crampton W.G.R., Albert J.S.* In: Communication in Fishes. V. 2. Science Publishers. Enfield, New Hampshire, USA, etc.: 2006. P. 647-731.
21. *Russell C.J., Myers J.P., Bell C.C.* // J. Comp. Physiol. 1974. V.92. P.181-200.
22. *Schuster S.* // J. Exp. Biol. 2001. V. 204. P. 1401-1412.
23. *Heiligenberg W.* In: Studies of Brain Function. V. 1. Springer-Verlag, New York: 1977. P. 1-85.

24. *Arnegard M.E., Carlson B.A.* // Proc. R. Soc. B. 2005. V. 272. P. 1305-13
25. *Kramer B.* // Behav. Ecol. Sociobiol. 1978. V. 4. P. 61-74.
26. *Lucker H., Kramer B.* // Behav. Ecol. Sociobiol. 1981. V. 9. P. 103-109
27. *Heiligenberg W.* // J. Comp. Physiol. A. 1976. V.109. P. 357-372.
28. *Crawford J.D., Hopkins C.D.* // Cybium. 1989. V. 13. P. 319-326.
29. *Hanika S., Kramer B.* // Behav. Ecol. Sociobiol. 2000. V. 48. P. 218–228.
30. *Sullivan J.P., Lavoué, S., Hopkins C.D.* // J. Exp. Biol. 2000. V. 203. P. 665-683.
31. *Kramer B., Postner M.* // J. Zool., Lond. 1997. V. 243. P. 329-340.
32. *Terleph T. A.* // J. Fish Biol. 2004. V. 64. P. 1373-1385