

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

«30» ноября 2009 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»

(годовой)

Руководитель проекта

Академик

Д.С. Павлов

МОСКВА 2009

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., 8 рис., 2 таблицы, 45 источников.

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

Объектом исследования являются дельфины, рыбы, ластоногие. 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.

Впервые экспериментально зарегистрированы электрические разряды у сома *Parasilurus asotus*. Разряды представляют собой монополярные импульсы длительностью 50-300 мс, что соответствует частотным характеристикам ампулированных электрорецепторов этих сомов.

В результате исследований получены расчетные формулы для оперативной оценки индуктивного сопротивления жесткого крыла, аппроксимирующего хвостовую лопасть дельфина.

Показано, что одновременное предъявление нескольких частотных компонентов звукового сигнала приводит к значительному подавлению реакций слуховой системы дельфина афалины на каждый из них. Степень подавления зависит от интенсивности компонентов и частотных интервалов между ними.

Обнаружено, что расположение части ганглиозных клеток сетчатки некоторых китообразных и ластоногих в плотных группах (кластерах) приводит к значительному повышению разрешающей способности сетчатки по сравнению с равномерным распределением.

Обозначения и сокращения

КСВП – коротколатентный слуховой вызванный потенциал

РСО – реакция следования огибающей

СОДЕРЖАНИЕ

	ВВЕДЕНИЕ	6
	ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ	7
1	Экспериментальное изучение систем электрогенерации у ранее	7
	не исследованных представителей сомообразных	
1.1.	Материал и методы.	8
1.2.	Результаты.	9
1.3.	Обсуждение.	13
2.	Индуктивное сопротивление жесткого крыла	17
2.1	Постановка задачи	18
2.2.	Расчетные формулы	21
3.	Исследование взаимодействия компонентов сложного звукового	39
	сигнала (взаимное подавление, маскировка) в слуховой системе	
	дельфинов	
3.1.	Постановка задачи	39
3.2.	Методика исследования	41
3.3.	Результаты	42
4.	Исследование механизмов, обеспечивающих повышенную разрешающую	48
	способность сетчатки глаза китообразных и ластоногих	
4.1.	Постановка задачи	48
4.2.	Методика	48
4.3.	Результаты	49
	ЗАКЛЮЧЕНИЕ	50
	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:

- особенности генерации и рецепции электрических сигналов слабозлектрическими рыбами.
- возможности оперативной оценки индуктивного сопротивления жесткого крыла, аппроксимирующего хвостовую лопасть дельфина,
- взаимодействия компонентов сложного звукового сигнала в слуховой системе дельфинов
- особенности индивидуальных коммуникационных сигналов дельфинов,

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

ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ

1. Экспериментальное изучение систем электрогенерации у ранее не исследованных представителей сомообразных

В двух из трех групп пресноводных электрических – клюворылообразных (Mormyriiformes) и гимнотобразных (Gymnotiformes) - все представители генерируют электрические разряды. В третьем отряде - сомообразных (Siluriformes) - вплоть до начала 90-х годов XX века к электрическим относили только сильноэлектрических сомов рода *Malapterurus*, в то время как все остальные сомы этого отряда считались электрорецепторными, но не электрогенераторными. Сообщение [31] об обнаружении специализированной электрической активности у трех представителей рода *Synodontis* (Mochokidae) существенно изменило картину мира слабоэлектрических пресноводных рыб и вызвало к жизни серию целенаправленных экспериментальных исследований по поиску подобного рода активности среди представителей сомообразных различных таксонов. Результатом этих работ стало обнаружение и регистрация слабоэлектрических разрядов от сомов *Clarias* [6,8,12,28,29], ранее не исследованных *Synodontis* [3,27], *Aucheloganis occidentalis* [4], Омрок [9,29]. Кроме того, оказалось, что новые слабоэлектрические рыбы могут быть обнаружены не только среди сомообразных, но и в других группах, например, очень древних - *Polypterus* (Polypteriformes) [26].

Во всех цитируемых выше работах по обнаружению электрических разрядов был использован единый методический подход. В экспериментах участвовало не менее двух сомов, находящихся в свободном плавании в достаточно просторных бассейнах. У особей, содержащихся по одиночке, специфическую электрическую активность для большинства исследованных сомов зарегистрировать не удастся. Разряды возникают при агрессивно-оборонительном взаимодействии пары особей. Синхронные с регистрацией электрических разрядов видеонаблюдения показывают, что электрогенерация происходит, как правило, не благодаря-физическому контакту между особями, а заблаговременно [29]. Таким образом,

для упомянутых сомов была предположена электросигнализационная (коммуникационная) функция разрядов. Доказательством этого предположения могут служить также данные о наличии реакции электрогенераторных систем сомов, обладающих спонтанной активностью, на слабые электрические поля с длительностями и амплитудами, соответствующими генерируемым ими разрядами [11,14,15].

Целью настоящей работы было исследование способности сома *Parasilurus asotus*, принадлежащего семейству Siluridae, к специализированной электрогенерации. Из представителей семейства Siluridae электрические разряды были описаны ранее только у *Ompok sp.* [9,29].

Известно, что все представители сомообразных являются электрочувствительными. Именно сомы *Parasilurus asotus* послужили экспериментальным материалом в пионерских научных работах по исследованию чувствительности рыб к электрическим полям [24,34,43]. Следует подчеркнуть, что уже в то время было отмечено, что «хотя сомы не обладают электрическими органами, их чувствительность к слабым электрическим полям поразительна» [24].

Сомы *P. asotus* широко распространены в Юго-Восточной Азии и в азиатской части России, в частности, в бассейне Амура и в озере Ханка. Они являются объектом искусственного разведения, промышленного и любительского лова. Сомы *P. asotus* исключительно популярны в Японии, неизменно присутствуя в народных легендах, связанных с существованием животных-предвестников землетрясений и цунами [24,38].

1.1. Материал и методы.

Работа проводилась на сомах, отловленных в оз. Ханка. Эксперименты проводились как непосредственно в полевых условиях, после 2-х дней адаптации животных, так и в условиях лаборатории, после их доставки в Москву и длительного содержания в аквариальной Института. Отличий в результатах для этих двух ситуаций не наблюдалось.

Пара особей *P. asotus* помещалась в аквариум размером 20 х 20 х 40 см, снабженном непрерывной принудительной аэрацией и системой поддержки температурного режима (20-22° С). Электропроводность воды составляла около 4 кОм/см (вода озера Ханка) или 1–2 кОм/см (лаборатория в Москве). В торцевых стенках бассейна закреплялись электроды из нержавеющей стали. Методика регистрации, аппаратура и специальное программное обеспечение соответствуют ранее описанным [15,5,13]. Всего в экспериментах использовано 12 особей *P. asotus* размером от 13 до 22 см. Было выполнено 30 экспериментов с парами сомов продолжительностью от 12 до 24 часов и несколько регистраций с одиночными сомами общей продолжительностью не менее 3-х суток.

1.2. Результаты.

В продолжительных экспериментах зарегистрировать электрические разряды от отдельно содержащихся особей *P. asotus* не удалось. При этом аппаратура надежно позволяет фиксировать все виды электрической активности, превышающие уровни миограмм, т.е. можно утверждать, что в процессе таких экспериментов разрядов не было.

При помещении в экспериментальный аквариум пары особей через довольно короткий промежуток времени (менее получаса) после пересадки рыбы начинают проявлять элементы агрессивного поведения по отношению друг к другу. Как правило, доминантной и, соответственно, атакующей особью становится рыба большего размера, однако изредка наблюдалась и противоположная ситуация. Возможно, определяющим в такого рода поведении является не только размер особи, но и ее физиологическое состояние. Через некоторое время после начала агрессивно-оборонительного поведения возникают монополярные электрические разряды с амплитудой порядка милливольт, источником которых должны быть специальные электрогенераторные структуры. Эти структуры пока не локализованы. Электромиограммы, вызываемые сокращением мускулатуры и

наблюдаемые при резких бросках, имели заметно меньшую амплитуду (микровольты) и также регистрировались нашей аппаратурой.

Количество зарегистрированных разрядов сильно варьирует для разных особей, в зависимости от активности рыб, времени суток и условий освещенности. Отмечены случаи, когда пара особей при непрерывной регистрации в течение всей ночи генерировала только несколько единичных разрядов, в то время как электромиограммы, соответствовавшие их броскам, регистрировались многократно. В то же время наблюдались и такие взаимодействия сомов, в процессе которых было зарегистрировано свыше 40 разрядов в час при незначительном количестве электромиограмм. Разряды наблюдались только при активном взаимодействии. Если рыбы были малоподвижны, то разрядов не было. Максимальное количество разрядов, как и максимальная интенсивность взаимодействия сомов обычно наблюдались в вечерние и утренние сумерки.

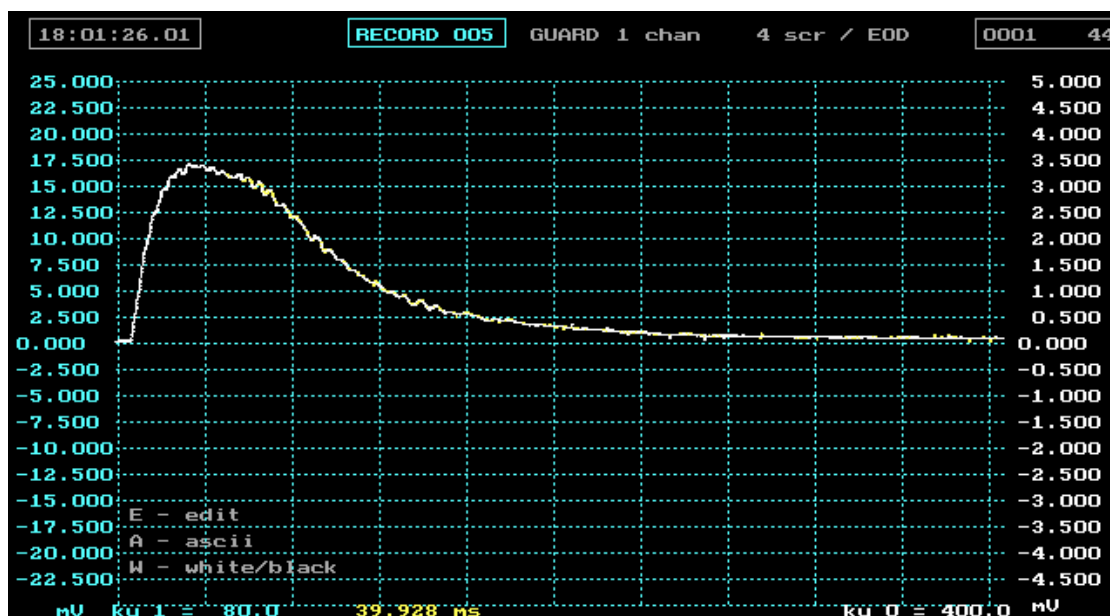


Рис.1. Монополярный электрический разряд *P. asotus*, отображенный на экране компьютера. Вертикальная ось справа – амплитуда в мВ, шаг по оси времени – 39,9 мс. Левая вертикальная ось – служебная.

В процессе экспериментов разряды регистрировались и отображались на компьютере в реальном времени (рис.1), а также записывались в память для дальнейшей обработки. Как

видно из осциллограммы, разряд представляет собой монополярную волну амплитудой (в данных условиях регистрации и указанных размерах животных) в 4-7 мВ и длительностью в десятки-сотни раз превышающей характерные длительности фаз электромиограмм. Амплитуда и полярность регистрируемых разрядов меняется при изменении ориентации генерирующей рыбы по отношению к регистрирующим электродам. Иногда на разрядах заметна изрезанность с характерным временем около 4 мс, связанная, по-видимому, с последовательным возбуждением электроцитов [1]. Аналогичная изрезанность наблюдается на монополярных разрядах морских рыб - *Uranoscopus scaber* и *Raja clavata* [1,2].

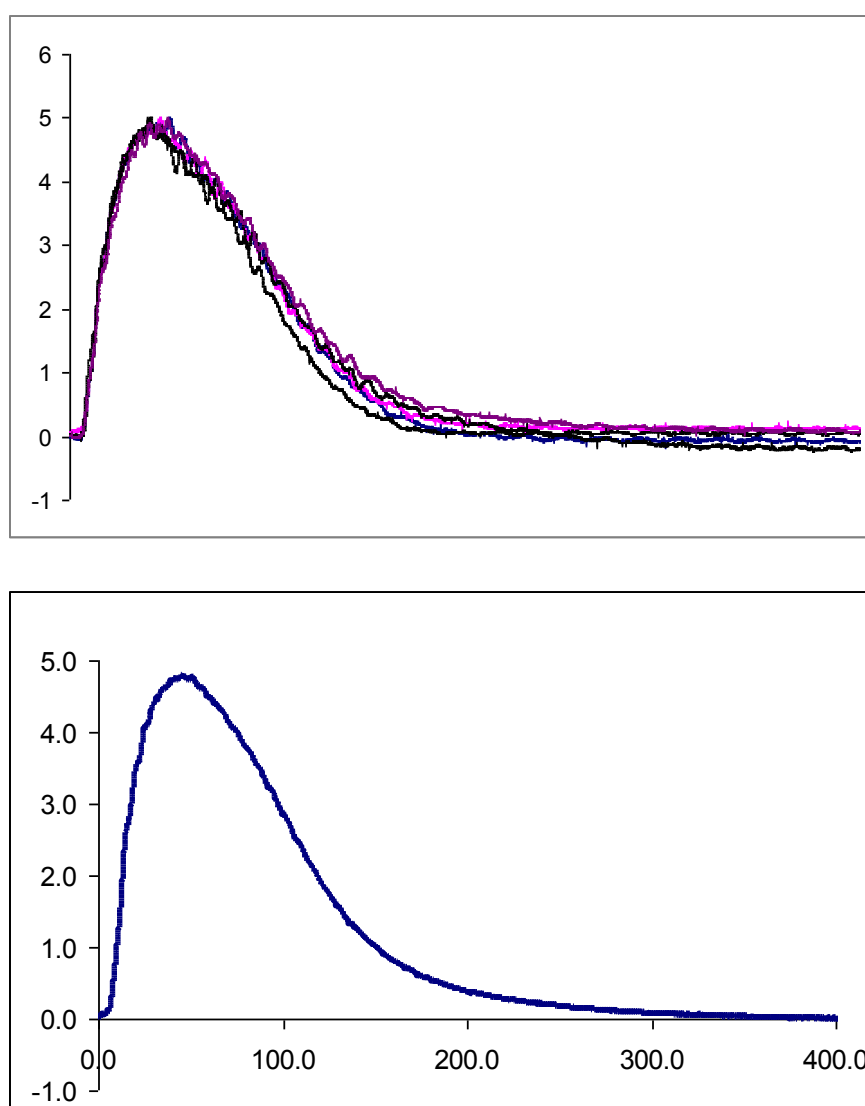


Рис.2. Форма 5 разрядов, приведенных к одной амплитуде и полярности и выровненных по переднему фронту (вверху), усреднение по 44 разрядам,

зарегистрированных в течение 1 часа от пары рыб размером 17 см и 19 см. (внизу). Значения по оси ординат в милливольтках, по оси абсцисс в мс.

Накопленный в файлах разряды при обработке приводились к одной амплитуде и полярности усреднялись (рис.2). Для серии из 44 разрядов (Рис.2-Б), длительности разрядов на уровне 10% от амплитуды составили от 111 до 262 мс со средним значением 183 мс, а по уровню 50% от амплитуды – от 74 до 114 мс при среднем 95 мс. В других экспериментах, выполненных на особях иного размера, наблюдались и более узкие (меньше 50 мс на уровне 10% от амплитуды) и более длительные (свыше 300 мс на уровне 10% от амплитуды) разряды.

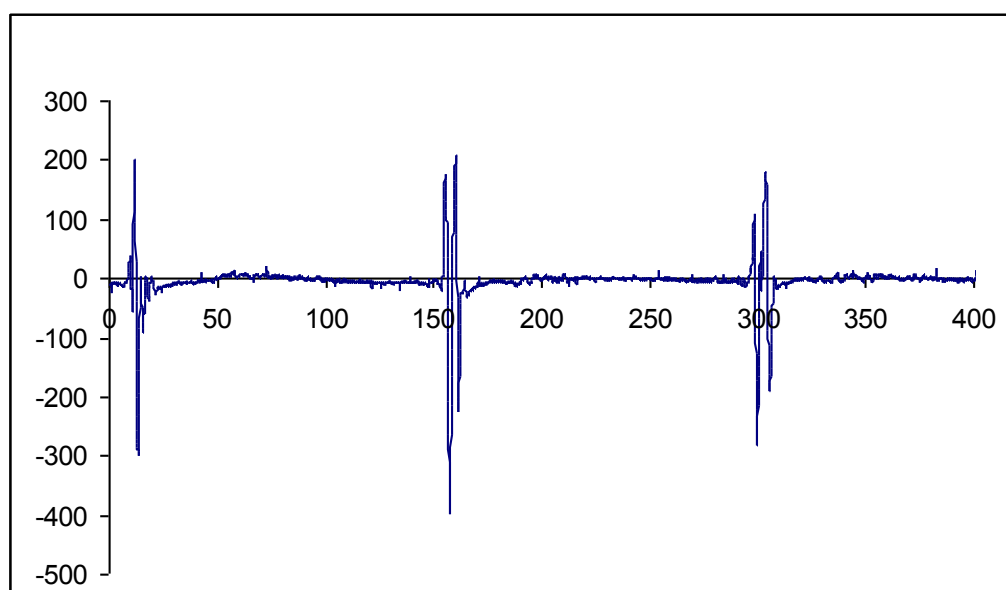


Рис. 3. Пример серии электрических разрядов *P. asotus* полифазного типа.

Значения по оси ординат в микровольтах, по оси абсцисс в мс.

Помимо монофазных иногда регистрировались полифазные (2-3 и более фаз) с несколько меньшей амплитудой и сильно укороченной, по сравнению с монополярными, длительностью (рис.3). Корреляции момента генерации разрядов этого типа с поведением рыб выявить пока не удалось.

1.3. Обсуждение.

Изложенные выше результаты показывают, что сомы *P. asotus* способны к электрогенерации монофазных электрических разрядов. Хотя предположения о наличии у *P. asotus* электрических органов высказывались [44], предшествовавшие экспериментальные попытки их обнаружить [37] не удались. Это связано с двумя основными причинами: во-первых, тестировались одиночные особи, тогда как разряды наблюдаются в парах или группах, а, во-вторых, для успешной регистрации продолжительных монофазных разрядов требуется применение специальной профессиональной низкочастотной регистрирующей аппаратуры, а не бытовых усилителей звукового диапазона, используемых в цитируемых выше работах. Обнаруженные нами электрические разряды отличаются от неспецифической электрической активности (электромиограмм) гораздо более высокой амплитудой, довольно продолжительной и стабильной формой и длительностью, в десятки-сотни раз их превышающие. В зависимости от ориентации рыбы относительно регистрирующих электродов отклонения потенциала могут выглядеть на экране как электроположительными, так и электроотрицательными. Эти наблюдения доказывают, что разряды действительно генерируются специализированной электрогенераторной структурой (предположительно дипольного типа), находящейся внутри тела рыбы, а не являются артефактом.

Таким образом, обнаружено, что помимо высокой чувствительности сома *P. asotus* к слабым электрическим полям, рыбы этого вида обладают способностью к электрогенерации собственных электрических сигналов. При этом длительность и форма этих монополярных разрядов по своему энергетическому спектру наиболее соответствуют максимальной чувствительности системы ампулированных электрорецепторов, плотно распределенных по всей поверхности тела сома [30,35]. Подобная согласованность разрядов и электрорецепторов позволяет предполагать в первую очередь их электросигнализационное (коммутативное) предназначение. Необходимо подчеркнуть, что, так же как и в случае

других способных к электрогенерации представителей сомообразных, существуют характерные отличия *P. asotus* от хорошо известных слабоэлектрических африканских клюворылообразных (Mormyriiformes) и южноамериканских гимнотовых (Gymnotoidei). Эти отличия заключаются не только в заметно меньшей амплитуде и существенно большей длительности разрядов. Известно, что сомы генерируют разряды редко и, в основном, при социальных взаимодействиях, а мормириды и гимнотиды - постоянно (либо в виде квазисинусоидальных сигналов –Gymnotoidei, либо в виде серий импульсов с переменными интервалами между ними – Mormyriiformes). Именно это обстоятельство – постоянное зондирование разрядами окружающего пространства – позволило эволюционировать у этих рыб совершенно уникальной функции – электролокации. Под этим термином подразумевается способность рыбы различать искажения собственного электрического поля, вызванные появлением вблизи зон периферической электрорецепции предметов с электропроводностью, отличной от электропроводности водной среды. Эти искажения обрабатываются в центральных отделах мозга, позволяя животному «видеть» окружающий мир с исключительно высоким уровнем разрешения [32,33].

Из изложенных выше экспериментальных данных представляется маловероятным, что для *P. asotus* такого рода функционально активная электролокация используется. И главным здесь является тот факт, что, хотя электрорецепторная система рыбы и способна воспринимать картину поля во время собственного разряда, для оценки его искажений необходима не спорадическая, а непрерывная (как у Gymnotoidei и Mormyriiformes), электрогенерация. Электрические разряды генерируются сомами *P. asotus* во время агрессивно-оборонительных отношений спорадически, и рыба может получать дополнительную информацию о взаимном расположении себя и соперника, а также имеет возможность воздействия на соперника, «ослепляя» его электровосприятие.

Мы, безусловно, отдаем себе отчет, что, набор поведенческих ситуаций, в которых проявляется способность сомов к генерации монофазных электрических разрядов, не

должен ограничиваться только агрессивно-оборонительными отношениями. Не исключено, что подобного рода специализированная электрогенерация может участвовать также и в решении других этологических задач (репродуктивное поведение охрана нерестилищ и т.п.) Можно предполагать, что и назначение этих разрядов не должно ограничиваться только электросигнализационной (коммукативной) функцией. Ниже нами предлагается обсудить новое, насколько нам известно, ранее нигде не обсуждаемое, возможное предназначение монофазных электрических разрядов у рыб, обладающих электрорецепцией, применительно к *P. asotus*.

Генерируя собственное электрическое поле (речь идет о монополярных разрядах, частотный спектр которых, как уже указывалось, наиболее приближен к максимуму электрочувствительности электрорецепторов), сом *P. asotus* может активным образом оценить изменение электропроводности окружающей среды. Действительно, падение потенциала на теле рыбы (и, соответственно, на электрорецепторах) и/или плотность тока через электрорецепторы зависят от электропроводности воды. Если электрогенераторная структура рыбы представляет собой источник тока, то увеличение электропроводности, например, на 0.01%, приведет к уменьшению напряженности собственного генерируемого электрического поля также на 0.01%. Выше говорилось об амплитудах разрядов порядка 5-7 мВ. Это амплитуды сигналов, регистрируемых на торцах аквариума, размеры которого указаны выше. На самой рыбе амплитуда разряда должна быть в несколько раз больше. Так, например, в работе [12] сопоставлены амплитуды разрядов, зарегистрированных от клариевых сомов электродами на торцах аквариума большего размера, (порядка 2-7 мВ) с амплитудами разрядов, измеренных непосредственно на теле рыбы (порядка 30-40 мВ). С учетом разницы размеров аквариумов и особей можно предположить, что непосредственно на теле *P. asotus* разность потенциалов составляет около 15 мВ. При такой амплитуде изменение электропроводности на 0.01% приведет к изменению разности потенциалов на теле рыбы на 1.5 мкВ. Asano и HanYu [25] исследовали сдвиг ритмики дыхательной системы

P. asotus при предъявлении слабых электрических полей. Этот очень чувствительный метод показал, что рыба (длиной 30 см) умеет обнаруживать падение амплитуды поля в 1,5 нВ между головой и хвостом. В недавней подробной ревизии большинства экспериментальных работ, проводившихся за весь период исследования по электрорецепции на пресноводных и морских рыбах с ампулированными рецепторами [39], выражено недоверие к столь высоким значениям и указываются величины чувствительности к постоянным полям 1 мкВ/см для пресноводных рыб и 20 нВ/см для морских. При длине 30 см это означает для пресноводных сомов порог 30 нВ. В любом случае это в 50 раз меньше, чем наша оценка в 1.5 мкВ, соответствующая изменению электропроводности на 0.01%. Таким образом, предположенный нами механизм потенциально должен обеспечивать рыбе очень высокую чувствительность к изменениям электропроводности воды и позволяет оценивать изменения электропроводности (если принимать во внимание данные по порогу электрочувствительности в 30 нВ) примерно на – 0.0002 %).

Представляется интересным обсудить данное предположение с точки зрения научных данных и легенд, накопленных в прошлые столетия, о «предсказании» сомами *P. asotus* возможных землетрясений [24,34,42,43,].

Постоянный мониторинг электропроводности воды используется в качестве одного из наиболее распространенных методов предсказания землетрясений [41,45]. До и во время смещений вдоль зоны разлома коры (землетрясение), движение жидкости в верхних слоях вызывает измеримые изменения электрической и магнитной составляющей поля Земли параллельно с изменением электропроводности [36]. Эти изменения составляют от десятков процентов вблизи эпицентра до долей процентов на больших расстояниях.

Довольно давно [24] выполнили работу, в которой в течение многих лет ежедневно контролировалось поведение группы сомов *P. asotus* в бассейне с проточной водой. Исследователи отметили, что в зависимости от того, предполагалось или нет землетрясение, сомы достоверно по-разному реагировали на подход служащего, открывающего крышку

бассейна для последующего кормления. В преддверии землетрясения сомы очень нервно реагировали на открывание бассейна, тогда как в обычных случаях сомы спокойно двигались к поверхности воды. Одним из возможных объяснений такого аномального поведения могла бы быть реакция группы сомов на изменение электропроводности воды, связанное с надвигающимся землетрясением.

Следует, однако, отметить, что к предложенной гипотезе использования сомами *P. asotus* собственных монофазных разрядов для оценки изменений электропроводности воды в качестве предвестника землетрясений за счет их высокой электрочувствительности можно предъявить те же возражения, что и к использованию сомами электрических разрядов для локационных целей.

В любом случае, обнаруженная нами способность *P. asotus* генерировать монополярные разряды, по своим характеристикам оптимальные для восприятия его собственными электрорецепторными структурами, физиологически обеспечивает возможность использования этих разрядов в информационных целях.

Материалы исследования опубликованы в печати:

2. Индуктивное сопротивление жесткого крыла

Ранее [16-22,40] были получены расчетные формулы для оценки гидродинамических сил, развиваемых жестким крылом, колеблющимся в невязкой жидкости с произвольными амплитудами линейных и угловых колебаний и произвольным положением оси вращения. В этих формулах составляющая гидродинамических сил, обусловленная индуктивным сопротивлением крыла, определялась оценкой «сверху», т. е. по максимуму:

$$X_i \leq \frac{\rho \pi S v_n^2}{4}, \quad (1)$$

где S – площадь крыла, v_n – нормальная скорость крыла. Коэффициент индуктивного сопротивления определяется выражением

$$C_{xi} = \frac{\pi}{2U_0^2} v_n^2 \quad (2)$$

Было показано, что выражения (1) и (2) 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. Вместе с тем остаются вопросы погрешности используемой оценки в зависимости от формы крыла и кинематики движения.

В этом разделе мы получим расчетные формулы для более точной оценки рассматриваемой составляющей гидродинамических сил в плоской задаче обтекания, когда применение формул (1) и (2) может вносить наиболее значительную погрешность в расчетах гидродинамических сил.

2.1. Постановка задачи.

Если движение крыла можно представить в виде основного движения со скоростью U_0 и наложенного на него добавочного движения с малыми перемещениями и скоростями, общие выражения для проекции гидродинамических сил могут быть представлены в виде [10,23]:

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

Здесь $\Gamma = \pi b \left(v_n - \frac{b \omega_z}{4} - u_* \right)$ - присоединенная циркуляция [10], u_* - эффективная вызванная скорость, обусловленная наличием за крылом вихревой пелены, b - хорда крыла, v_n - нормальная скорость крыла, ρ - плотность среды, m^* - присоединенная масса крыла, ω_z - угловая скорость крыла,

Нас интересует третий член для проекции гидродинамической силы X в выражении (3):

$$X_i = \rho \pi b u_* (v_n - u_*), \quad (4)$$

рассматриваемый как индуктивное сопротивление.

Следует отметить, что X_i по существу является лишь составляющей индуктивного сопротивления, если его определять выражением

$$X_i^* = \rho \pi b u_* \left(v_n - \frac{\omega_z b}{4} - u_* \right) = \rho u_* \Gamma.$$

При определении рассматриваемой составляющей гидродинамических сил X_i (4) (далее по тексту X_i - индуктивное сопротивление) неизвестной величиной является скорость u_* . В случае установившегося или квазистационарного движения крыла конечного размаха порождение вихревого следа определяется главным образом конечностью размаха крыла. Скорость u_* , индуцируемая вихревым следом, по абсолютной величине меньше v_n . При этом для удлинений крыла $2 \leq \lambda \leq 5$ оценка индуктивного сопротивления сверху дает очень неплохие результаты.

В случае бесконечного удлинения крыла (рассматриваемая плоская задача) вихревой след порождается изменением циркуляции при наличии поперечных и угловых колебаний крыла. В данном случае значение u_* может быть как больше, так и меньше v_n , соответственно X_i может быть как отрицательным, так и положительным (напомним, что X_i – лишь часть индуктивного сопротивления).

Значение скорости u_* в формуле (4) может быть определено из соотношения [3] для подъемной силы

$$Y = -m^* \dot{v}_n - \rho U \Gamma = -m^* \dot{v}_n - \rho U \pi b \left(v_n - \frac{\omega_z b}{4} - u_* \right), \quad (5)$$

и выражения для подъемной силы через коэффициенты гидродинамических производных [7]:

$$Y = \frac{\rho U^2 b}{2} \left(-C_y^\alpha \frac{v_n}{U} - C_y^{\dot{\alpha}} \frac{\dot{v}_n b}{U^2} + C_y^{\omega_z} \frac{\omega_z b}{U} + C_y^{\dot{\omega}_z} \frac{\dot{\omega}_z b^2}{U^2} \right) \quad (6)$$

здесь U – мгновенная скорость потока, набегающего на крыло, α – угол атаки. Точка над символом обозначает производную по времени.

Приравняем правые части выражений (5) и (6)

$$\begin{aligned} \frac{\rho U^2 b}{2} \left(-C_y^\alpha \frac{v_n}{U} - C_y^{\dot{\alpha}} \frac{\dot{v}_n b}{U^2} + C_y^{\omega_z} \frac{\omega_z b}{U} + C_y^{\dot{\omega}_z} \frac{\dot{\omega}_z b^2}{U^2} \right) = \\ = -m^* \dot{v}_n - \rho U \pi b \left(v_n - \frac{\omega_z b}{4} - u_* \right) \end{aligned} \quad (7)$$

Из соотношения (7) получаем решение для u_* :

$$u_* = v_n - \frac{v_n}{2\pi} C_y^\alpha + \frac{\omega_z b}{2\pi} C_y^{\omega_z} - \frac{\omega_z b}{4} + \frac{m^* \dot{v}_n}{\rho \pi b U} - \frac{\dot{v}_n b}{2\pi U} C_y^{\dot{\alpha}} + \frac{\dot{\omega}_z b^2}{2\pi U} C_y^{\dot{\omega}_z}$$

Здесь все параметры берутся в центре крыла. Для значений коэффициентов гидродинамических производных имеются известные решения [7].

Полученные соотношения применимы для определения соответствующих составляющих силы тяги и мощности (членов, включающих индуктивное сопротивление) в случае гармонических угловых и линейных колебаний крыла.

Выражение для силы тяги крыла было получено ранее [16]:

$$\bar{T}_c = \frac{\rho S}{2} \left\{ \begin{aligned} & C_y^\alpha \overline{v_{nc} V_{yc}} + b \left(C_y^{\dot{\alpha}} - \frac{2m^*}{\rho S b} \right) \overline{\dot{v}_{nc} \sin \theta_c} - C_y^{\dot{\omega}_z} b^2 \overline{\dot{\omega}_z \sin \theta_c} - b C_y^{\omega_z} \overline{\omega_z V_{yc}} - \overline{X_{ic} \cos \vartheta} \\ & - C_p \overline{U_c^2 \cos \vartheta} \end{aligned} \right\} \quad (8)$$

Выражение (8) можно представить в форме коэффициентов тяги

$$C_T = C_{T1} + C_{T2} + C_{T3} + C_{T4} + C_{T5} + C_{T6} \quad (9)$$

Здесь и далее \bar{T}_c — тяга, m^* — присоединенная масса крыла, v_{nc} — нормальная скорость, ρ — плотность среды, θ_c — угол между набегающим на крыло потоком и горизонтальной осью, C_p — коэффициент сопротивления формы крыла, U_c — мгновенная скорость потока, набегающего на крыло, X_{ic} — индуктивное сопротивление крыла, b — хорда крыла, S — его

площадь (одной стороны). $C_y^\alpha, C_y^{\alpha'}, C_y^{\omega_z}, C_y^{\omega_z'}$ - аэродинамические производные [7]. Наличие индекса «с» означает, что величины пересчитаны к центру крыла.

Одна из составляющих коэффициента тяги, включающая индуктивное сопротивление, имеет вид

$$C_{T5} = -\frac{\overline{2X_{ic} \cos \vartheta}}{\rho S U_0^2} \quad (10)$$

Здесь и далее ϑ - угол наклона крыла к горизонтальной оси.

Отсюда получим, раскрыв выражение (10),

$$C_{T5} = -\frac{2\pi}{U_0^2} \left(\begin{array}{l} \overline{D_1 v_{nc}^2 \cos \vartheta} + \overline{D_2 v_{nc} \omega_z \cos \vartheta} + \overline{D_3 \frac{v_{nc} \dot{\omega}_z}{U_c} \cos \vartheta} + \overline{D_4 \frac{v_{nc} \dot{v}_{nc}}{U_c} \cos \vartheta} + \overline{D_5 \frac{\dot{v}_{nc} \omega_z}{U_c} \cos \vartheta} + \\ \overline{D_6 \omega_z^2 \cos \vartheta} + \overline{D_7 \frac{\omega_z \dot{\omega}_z}{U_c} \cos \vartheta} + \overline{D_8 \frac{\dot{v}_{nc}^2}{U_c^2} \cos \vartheta} + \overline{D_9 \frac{\dot{v}_{nc} \dot{\omega}_z}{U_c^2} \cos \vartheta} + \overline{D_{10} \frac{\dot{\omega}_z^2}{U_c^2} \cos \vartheta} \end{array} \right) \quad (11)$$

2.2. Расчетные формулы.

Рассмотрим случай гармонических линейных и угловых колебаний бесконечного крыла. В этом случае $h_1 = h_0 \sin \omega t$ и $\vartheta = \vartheta_0 \cos \omega t$. (Фазовый сдвиг между линейными и угловыми колебаниями принят равным 90°).

Входящие в выражение (11) переменные величины имеют вид

$$v_{nc} = V_{y1} \cos \vartheta - U_0 \sin \vartheta + \omega_z x,$$

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

$$V_{xc} = U_0 - \omega_z x \sin \vartheta,$$

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

где $V_{y1} = \dot{h}_1(t)$, $\omega_z = \dot{\vartheta}(t)$, $h_1(t)$ - вертикальные колебания крыла.

Выражение (11) можно представить в виде

$$C_{T5} = C_{T5-1} + C_{T5-2} + C_{T5-3} + C_{T5-4} + C_{T5-5} + C_{T5-6} + C_{T5-7} + C_{T5-8} + C_{T5-9} + C_{T5-10} \quad (12)$$

Члены в правой части выражения (12) в рассматриваемом случае имеют вид

$$C_{T5-1} = -(2\pi D_1) \frac{\overline{v_{nc}^2 \cos \mathcal{G}}}{U_0^2} = -(2\pi D_1) \left(\frac{\overline{v_n^2 \cos \mathcal{G}}}{U_0^2} + A_1 \right),$$

$$2\pi D_1 = \left[C_y^\alpha \left(1 - \frac{1}{2\pi} C_y^\alpha \right) \right],$$

$$\frac{\overline{v_n^2 \cos \mathcal{G}}}{U_0^2} = 0.5 \left[\left(\frac{1}{\lambda_p} - \mathcal{G}_0 \right)^2 - 1.125 \mathcal{G}_0^2 \left(\frac{1}{\lambda_p^2} - 1.556 \frac{\mathcal{G}_0}{\lambda_p} + 0.556 \mathcal{G}_0^2 \right) + \right. \\ \left. + 0.547 \mathcal{G}_0^4 \left(\frac{1}{\lambda_p^2} - 1.162 \frac{\mathcal{G}_0}{\lambda_p} + 0.289 \mathcal{G}_0^2 \right) - \right. \\ \left. - 0.137 \mathcal{G}_0^6 \left(\frac{1}{\lambda_p^2} - 0.844 \frac{\mathcal{G}_0}{\lambda_p} + 0.144 \mathcal{G}_0^2 \right) \right].$$

Здесь и далее

$$A_1 = \frac{\mathcal{G}_0^2 (Sh_0)^2 X^2}{2} \left[1 - \frac{\mathcal{G}_0^2}{8} \left(1 - \frac{\mathcal{G}_0^2}{24} \right) \right],$$

$$Sh_0 = \frac{\omega b}{U_0}.$$

X – относительное расстояние от оси вращения до центра крыла $\left(X = \frac{x}{b} \right)$, x – абсолютное расстояние от оси вращения до центра крыла (положительное, если ось вращения расположена ближе к задней кромке, отрицательное, если ось расположена ближе к передней кромке), $\lambda_p = \frac{U_0}{\omega h_0}$, h_0 – амплитуда линейных колебаний крыла, $\omega = 2\pi f$, f – частота колебаний.

$$C_{T5-2} = -2\pi D_2 \frac{A_1}{X},$$

$$2\pi D_2 = \left(\frac{1}{\pi} C_y^\alpha C_y^{\omega_z} - \frac{1}{2} C_y^\alpha - C_y^{\omega_z} + \frac{\pi}{2} \right).$$

$$C_{T5-3} = -2\pi D_3 \left[-\frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0}{\sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} \right] (J_{3-1} + J_{3-2}),$$

$$2\pi D_3 = \left(\frac{1}{\pi} C_y^\alpha C_y^{\dot{\omega}_z} - C_y^{\dot{\omega}_z} \right),$$

$$J_{3-1} = \left\{ \begin{aligned} & \left(0.5 - 0.25\mathcal{G}_0^2 + 0.0417\mathcal{G}_0^4 \right) \left[1 + \frac{0.1875}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.1025}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] + \\ & + \left(0.5 - 0.5\mathcal{G}_0^2 + 0.125\mathcal{G}_0^4 \right) \left[-\frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.1172}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right] + \\ & + \left(-0.25\mathcal{G}_0^2 + 0.125\mathcal{G}_0^4 \right) \left[0.5 + \frac{0.1406}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.085}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] \end{aligned} \right\},$$

$$J_{3-2} = -\lambda_p \left\{ \begin{aligned} & \left(0.5\mathcal{G}_0 - 0.1667\mathcal{G}_0^3 + 0.0167\mathcal{G}_0^5 \right) \left[1 + \frac{0.1875}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.1025}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] + \\ & + \left(0.5\mathcal{G}_0 - 0.3333\mathcal{G}_0^3 + 0.05\mathcal{G}_0^5 \right) \left[-\frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.1172}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right] + \\ & + \left(-0.1667\mathcal{G}_0^3 + 0.05\mathcal{G}_0^5 \right) \left[0.5 + \frac{0.1406}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.085}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] \end{aligned} \right\}.$$

Далее

$$C_{T5-4} = -2\pi D_4 \left[-\frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0 X}{\sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \right] (J_{4-1} + J_{4-2} + J_{4-3} + J_{4-4} + J_{4-5}).$$

$$2\pi D_4 = \left(\frac{2m^*}{\rho\pi b^2} C_y^\alpha - \frac{1}{\pi} C_y^\alpha C_y^{\dot{\alpha}} + C_y^{\dot{\alpha}} - \frac{2m^*}{\rho b^2} \right).$$

Для бесконечного крыла $m^* = \frac{\rho\pi b^2}{4}$.

$$J_{4-1} = J_{3-1},$$

$$J_{4-2} = J_{3-2},$$

$$J_{4-3} = - \left\{ \begin{aligned} & \left(0.5 + \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0938}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0586}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{0.0513}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right) + \\ & + \left(-0.25g_0^2 + 0.0417g_0^4 \right) \left[0.5 + \frac{0.0469}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0171}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] + \\ & 0.0417g_0^4 \left[-\frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.0195}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right] \end{aligned} \right\},$$

$$J_{4-4} = g_0 \left\{ \begin{aligned} & \left(0.25g_0 - 0.083g_0^3 + 0.0083g_0^5 \right) \left[0.5 + \frac{0.0469}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0171}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] + \\ & + \left(-0.083g_0^3 + 0.0167g_0^5 \right) \left[-\frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.0196}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right] \end{aligned} \right\},$$

$$J_{4-5} = -g_0 \lambda_p J_{4-3}.$$

$$C_{T5-5} = -2\pi D_5 \left[-\frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 g_0}{\sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} \right] \{J_{5-1} + J_{5-2} + J_{5-3}\},$$

$$2\pi D_5 = \left(-\frac{2m^*}{\rho \pi b^2} C_y^{\omega_z} + \frac{1}{\pi} C_y^{\dot{\alpha}} C_y^{\omega_z} + \frac{m^*}{\rho b^2} - \frac{1}{2} C_y^{\dot{\alpha}} \right),$$

$$J_{5-1} = J_{4-3},$$

$$J_{5-2} = J_{4-4},$$

$$J_{5-3} = J_{4-5}.$$

$$C_{T5-6} = -2\pi D_6 \left[(Sh_0)^2 g_0^2 \right] \{J_{6-1}\},$$

$$2\pi D_6 = \left[-\frac{1}{2\pi} (C_y^{\omega_z})^2 + \frac{1}{2} C_y^{\omega_z} - \frac{\pi}{8} \right],$$

$$J_{6-1} = (0.5 - 0.0625g_0^2 + 0.0026g_0^4).$$

$$C_{T5-7} = 0.$$

$$C_{T5-8} = -2\pi D_8 \left[\frac{2(Sh_0)^2}{(2\lambda_p^2 + 1)} \right] \left\{ \sum_1^7 J_{8-n} \right\},$$

$$2\pi D_8 = \left[\frac{2m^*}{\rho\pi b^2} C_y^{\dot{a}} - \frac{2(m^*)^2}{\rho^2\pi b^4} - \frac{1}{2\pi} (C_y^{\dot{a}})^2 \right],$$

$$J_{8-1} = \left\{ \begin{aligned} & 0.5 + \frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.1875}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{0.1875}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{0.0794}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} + \frac{0.0366}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} + \\ & + (-0.375\mathcal{G}_0^2 + 0.1093\mathcal{G}_0^4 - 0.0156\mathcal{G}_0^6) \left[0.5 + \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{0.0091}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} \right] + \\ & + (0.1093\mathcal{G}_0^4 - 0.0313\mathcal{G}_0^6) \left[-\frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} - \frac{0.0198}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} - \frac{0.0047}{(2\lambda_p^2 + 1)^7} \right] + \\ & + (-0.0156\mathcal{G}_0^6) \left[0.125 + \frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0391}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{0.0064}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} \right] \end{aligned} \right\},$$

$$J_{8-2} = -2\mathcal{G}_0 \left\{ \begin{aligned} & (0.25\mathcal{G}_0 - 0.1458\mathcal{G}_0^3 + 0.0318\mathcal{G}_0^5) \left[0.5 + \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] + \\ & + (-0.1458\mathcal{G}_0^3 + 0.0635\mathcal{G}_0^5 - 0.01\mathcal{G}_0^7) \left[-\frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} - \frac{0.02}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} \right] + \\ & + (0.0547\mathcal{G}_0^4 - 0.0469\mathcal{G}_0^6) \left[0.125 + \frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.039}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{0.0064}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} \right] \end{aligned} \right\},$$

$$J_{8-3} = \mathcal{G}_0^2 \left\{ \begin{aligned} & (0.125\mathcal{G}_0^2 - 0.052\mathcal{G}_0^4 + 0.0071\mathcal{G}_0^6) \left[0.5 + \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{0.0091}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} \right] + \\ & + (0.125\mathcal{G}_0^2 - 0.104\mathcal{G}_0^4 + 0.0213\mathcal{G}_0^6) \left[-\frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} - \frac{0.0198}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} \right] + \\ & + (-0.052\mathcal{G}_0^4 + 0.0213\mathcal{G}_0^6) \left[0.125 + \frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0391}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{0.0064}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} \right] \end{aligned} \right\},$$

$$J_{8-4} = -2\mathcal{G}_0\lambda_p J_{8-1},$$

$$J_{8-5} = -\mathcal{G}_0\lambda_p J_{8-2},$$

$$J_{8-6} = \mathcal{G}_0^2\lambda_p^2 J_{8-1},$$

$$J_{8-7} = (Sh_0)^2 g_0^2 \lambda_p^2 X^2 \left[\begin{aligned} &0.5 - \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.1875}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{0.1875}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} - \\ & - \frac{0.0794}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} + \frac{0.0732}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} - \frac{0.0234}{(2\lambda_p^2 + 1)^7} + \frac{0.02}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} \end{aligned} \right].$$

$$C_{T5-9} = -2\pi D_9 \left[\frac{2(Sh_0)^4 g_0^2 \lambda_p^2 X}{(2\lambda_p^2 + 1)} \right] \{J_{9-1}\},$$

$$2\pi D_9 = \left(-\frac{2m^*}{\rho \pi b^2} C_y^{\dot{\omega}_z} + \frac{1}{\pi} C_y^{\dot{\alpha}} C_y^{\dot{\omega}_z} \right),$$

$$J_{9-1} = \left\{ \begin{aligned} &\left(0.5 - 0.125g_0^2 + 0.0052g_0^4 \right) \left[1 + \frac{0.5}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.1875}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{0.0732}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} + \frac{0.02}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} \right] + \\ &+ \left(0.5 - 0.25g_0^2 + 0.0156g_0^4 \right) \left[-\frac{0.5}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.375}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} - \frac{0.1588}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} - \frac{0.0467}{(2\lambda_p^2 + 1)^7} \right] + \\ &+ \left(-0.125g_0^2 + 0.0156g_0^4 \right) \left[0.5 + \frac{0.375}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.3125}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{0.064}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} + \frac{0.0184}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} \right] \end{aligned} \right\}.$$

$$C_{T5-10} = -2\pi D_{10} \left[\frac{2(Sh_0)^4 g_0^2 \lambda_p^2}{(2\lambda_p^2 + 1)} \right] \{J_{10-1}\},$$

$$2\pi D_{10} = -\frac{1}{2\pi} (C_y^{\dot{\omega}_z})^2,$$

$$J_{10-1} = J_{9-1}.$$

Один из коэффициентов мощности, включающий в себя индуктивное сопротивление, имеет вид

$$C_{P6} = \frac{\overline{2V_{yc} X_i \sin \vartheta}}{\rho S U_0^3}. \quad (13)$$

Раскрыв выражение (13), получим

$$C_{p6} = \frac{2\pi}{U_0^3} \left(\begin{array}{l} \overline{D_1 V_{yc} v_{nc}^2 \sin \vartheta} + \overline{D_2 V_{yc} v_{nc} \omega_z \sin \vartheta} + \overline{D_3 \frac{V_{yc} v_{nc} \dot{\omega}_z}{U_c} \sin \vartheta} + \overline{D_4 \frac{V_{yc} v_{nc} \dot{v}_{nc}}{U_c} \sin \vartheta} + \overline{D_5 \frac{V_{yc} \dot{v}_{nc} \omega_z}{U_c} \sin \vartheta} + \\ \overline{D_6 V_{yc} \omega_z^2 \sin \vartheta} + \overline{D_7 \frac{V_{yc} \omega_z \dot{\omega}_z}{U_c} \sin \vartheta} + \overline{D_8 \frac{V_{yc} \dot{v}_{nc}^2}{U_c^2} \sin \vartheta} + \overline{D_9 \frac{V_{yc} \dot{v}_{nc} \dot{\omega}_z}{U_c^2} \sin \vartheta} + \overline{D_{10} \frac{V_{yc} \dot{\omega}_z^2}{U_c^2} \sin \vartheta} \end{array} \right) \quad (14)$$

Выражение (14) можно представить в виде

$$C_{p6} = \sum_{n=1}^{n=10} \left\{ 2\pi D_n \sum_{m=1}^{m=k} I_{nm} \right\}. \quad (15)$$

Значения $2\pi D_n$ приведены в разделе для коэффициента тяги. Далее можно записать

$$C_{p6-1} = 2\pi D_1 \{I_{1-1}\},$$

$$I_{1-1} = \frac{g_0}{4} \left\{ \begin{array}{l} \frac{3}{\lambda_p^2} \left[\frac{1}{2\lambda_p} (1 - 0.972g_0^2 + 0.371g_0^4 - 0.069g_0^6) - \right. \\ \left. - g_0 (1 - 0.694g_0^2 + 0.184g_0^4 - 0.026g_0^6) \right] + \\ + g_0^2 \left(\frac{3}{2\lambda_p} - (Sh_0)^2 g_0 X^2 \right) (1 - 0.417g_0^2 + 0.08g_0^4 - 0.008g_0^6) + \\ + \frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X^2}{\lambda_p} (1.5 - 0.625g_0^2 + 0.16g_0^4 - 0.023g_0^6) \end{array} \right\}.$$

$$C_{p6-2} = 2\pi D_2 \{I_{2-1}\},$$

$$I_{2-1} = \frac{(Sh_0)^2 g_0^3 X}{\lambda_p} [0.25 - 0.0833g_0^2 + 0.016g_0^4 - \lambda_p g_0 (0.125 - 0.052g_0^2)].$$

$$C_{p6-3} = 2\pi D_3 \{I_{3-1} + I_{3-2} + I_{3-3}\},$$

$$I_{3-1} = -\frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 g_0^2}{\lambda_p \sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} A_{3-1},$$

$$A_{3-1} = \left\{ \begin{aligned} & \left(0.25 - 0.0833g_0^2 + 0.0083g_0^4 \right) \left[1 + \frac{0.1875}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.1024}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] + \\ & + \left(0.5 - 0.25g_0^2 + 0.0332g_0^4 \right) \left[-\frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.1172}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right] + \\ & + \left(0.25 - 0.25g_0^2 + 0.0498g_0^4 \right) \left[0.5 + \frac{0.1406}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0853}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] + \\ & + \left(-0.0833g_0^2 + 0.0332g_0^4 \right) \left[-\frac{0.1875}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.0966}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right] \end{aligned} \right\},$$

$$I_{3-2} = \frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 g_0^3}{\sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} A_{3-2},$$

$$A_{3-2} = \left\{ \begin{aligned} & \left(0.25 - 0.0417g_0^2 + \right. \\ & \quad \left. + 0.0028g_0^4 - 0.0028g_0^6 \right) \left[1 + \frac{0.1875}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.1024}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] + \\ & \left(0.5 - 0.125g_0^2 + \right. \\ & \quad \left. + 0.0111g_0^4 - 0.0139g_0^6 \right) \left[-\frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.1172}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right] + \\ & \left(0.25 - 0.125g_0^2 + \right. \\ & \quad \left. + 0.0167g_0^4 - 0.0277g_0^6 \right) \left[0.5 + \frac{0.1406}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0853}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] - \\ & \left(-0.0417g_0^2 + 0.0111g_0^4 - 0.0277g_0^6 \right) \left[-\frac{0.1875}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.0977}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right] + \\ & \left(0.0028g_0^4 - 0.0139g_0^6 \right) \left[0.375 + \frac{0.1172}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0748}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] \end{aligned} \right\},$$

$$I_{3-3} = -\frac{\sqrt{2}(Sh_0)^4 g_0^4 \lambda_p X^2}{\sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} A_{3-3},$$

$$A_{3-3} = \left\{ \begin{aligned} & \left(0.25 - 0.0833g_0^2 + 0.0083g_0^4 \right) \left[0.5 + \frac{0.0469}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0171}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] + \\ & \left(-0.0833g_0^2 + 0.0167g_0^4 \right) \left[-\frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.0195}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right] + \\ & \left(0.0083g_0^4 \right) \left[0.125 + \frac{0.0234}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0107}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] \end{aligned} \right\}.$$

$$C_{p6-4} = 2\pi D_4 \left(\sum_{k=1}^{k=12} I_{4-k} \right),$$

$$I_{4-1} = -\frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 X}{\lambda_p \sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} A_{3-1},$$

$$I_{4-2} = \frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^3 X}{\sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} A_{3-2},$$

$$I_{4-3} = \frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 X}{\lambda_p \sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} A_{3-3}$$

$$I_{4-4} = -\frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^4 X}{\lambda_p \sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} A_{4-4},$$

$$A_{4-4} = \left\{ \begin{aligned} & \left(0.125 - 0.0208\mathcal{G}_0^2 + 0.0014\mathcal{G}_0^4 \right) \left[0.5 + \frac{0.0469}{(2\lambda_0^2 + 1)^2} + \frac{0.0171}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] + \\ & + \left(0.125 - 0.0417\mathcal{G}_0^2 + 0.0042\mathcal{G}_0^4 \right) \left[-\frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.0195}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right] + \\ & + \left(-0.0208\mathcal{G}_0^2 + 0.0042\mathcal{G}_0^4 \right) \left[0.125 + \frac{0.0234}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0107}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] + \\ & 0.0014\mathcal{G}_0^4 \left[-\frac{0.0313}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.0122}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right] \end{aligned} \right\},$$

$$I_{4-5} = -\frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^3 X}{\sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} A_{3-3},$$

$$I_{4-6} = \frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 X}{\lambda_p \sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} A_{4-6},$$

$$\begin{aligned}
A_{4-6} &= \left\{ \begin{aligned} &\left(0.25 - 0.2083g_0^2 + 0.0625g_0^4\right) \left[0.5 + \frac{0.0469}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0171}{(2\lambda_p^2 + 1)^4}\right] + \\ &+ \left(-0.2083g_0^2 + 0.125g_0^4\right) \left[-\frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.0195}{(2\lambda_p^2 + 1)^3}\right] + \\ &+ 0.0625g_0^4 \left[0.125 + \frac{0.0234}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0107}{(2\lambda_p^2 + 1)^4}\right] \end{aligned} \right\}, \\
I_{4-7} &= -\frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 g_0^4 X}{\lambda_p \sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} \left\{ \begin{aligned} &\left(0.125 - 0.0833g_0^2 + 0.0223g_0^4\right) \left[0.5 + \frac{0.0469}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0171}{(2\lambda_p^2 + 1)^4}\right] - \\ &- \left(0.125 - 0.1666g_0^2 + 0.0667g_0^4\right) \left[\frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0195}{(2\lambda_p^2 + 1)^3}\right] - \\ &- \left(0.0833g_0^2 - 0.0667g_0^4\right) \left[0.125 + \frac{0.0234}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0107}{(2\lambda_p^2 + 1)^4}\right] + \\ &+ 0.0223g_0^4 \left[-\frac{0.0313}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.0122}{(2\lambda_p^2 + 1)^3}\right] \end{aligned} \right\}, \\
I_{4-8} &= -\frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 g_0^3 X}{\sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} A_{4-8},
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
A_{4-8} &= \left\{ \begin{aligned} &\left(0.25 - 0.1667g_0^2 + 0.0445g_0^4\right) \left[1 + \frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.1875}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \right. \\ &\quad \left. + \frac{0.1172}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{0.1024}{(2\lambda_0^2 + 1)^4}\right] + \\ &+ \left(0.25 - 0.3333g_0^2 + 0.1333g_0^4\right) \left[-0.5 - \frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.1406}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \right. \\ &\quad \left. - \frac{0.1172}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} - \frac{0.0853}{(2\lambda_p^2 + 1)^4}\right] + \\ &+ \left(-0.1667g_0^2 + 0.1333g_0^4\right) \left[0.5 + \frac{0.1875}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.1406}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \right. \\ &\quad \left. + \frac{0.0977}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{0.0746}{(2\lambda_p^2 + 1)^4}\right] + \\ &+ 0.0445g_0^4 \left[-0.375 - \frac{0.1875}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.1172}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0977}{(2\lambda_p^2 + 1)^3}\right] \end{aligned} \right\},
\end{aligned}$$

$$I_{4-9} = \frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^5 X}{\sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} \left\{ + \left(0.125 - 0.0625\mathcal{G}_0^2 + 0.0104\mathcal{G}_0^4 \right) \left[0.5 + \frac{0.0469}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0171}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] + \right. \\ \left. + \left(0.125 - 0.125\mathcal{G}_0^2 + 0.0312\mathcal{G}_0^4 \right) \left[-\frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.0195}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right] + \right. \\ \left. + \left(-0.0625\mathcal{G}_0^2 + 0.0312\mathcal{G}_0^4 \right) \left[0.125 + \frac{0.0234}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0107}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] \right\},$$

$$I_{4-10} = \frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 \lambda_p \mathcal{G}_0^4 X}{\sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} A_{4-8},$$

$$I_{4-11} = -\frac{\sqrt{2}(Sh_0)^4 \mathcal{G}_0^4 \lambda_p X^3}{\sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} A_{3-3},$$

$$I_{4-12} = -\frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^3 X}{\sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} A_{4-6}.$$

$$C_{p6-5} = 2\pi D_5 \sum_{k=1}^{k=4} I_{5-k},$$

$$I_{5-1} = \frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2}{\lambda_p \sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} A_{3-3},$$

$$I_{5-2} = -\frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^4}{\lambda_p \sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} A_{4-4},$$

$$I_{5-3} = -\frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^3}{\sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} A_{3-3},$$

$$I_{5-4} = -\frac{\sqrt{2}(Sh_0)^4 \mathcal{G}_0^4 \lambda_p X^2}{\sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} A_{3-3}.$$

$$C_{p6-6} = 2\pi D_6 \{I_{6-1}\},$$

$$I_{6-1} = \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^3}{\lambda_p} (0.125 - 0.0104\mathcal{G}_0^2).$$

$$C_{p6-7} = 2\pi D_7 \{I_{7-1}\},$$

$$I_{7-1} = -\frac{\sqrt{2}(Sh_0)^4 \mathcal{G}_0^4 \lambda_p X}{\sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} A_{3-3}.$$

$$C_{p6-8} = 2\pi D_8 \sum_{k=1}^{k=10} \{I_{8-k}\},$$

$$I_{8-1} = \frac{2(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0}{\lambda_p (2\lambda_p^2 + 1)} A_{8-1},$$

$$A_{8-1} = \left\{ \begin{aligned} & \left(\begin{array}{l} 0.25 - 0.1458\mathcal{G}_0^2 + 0.0318\mathcal{G}_0^4 - \\ -0.0033\mathcal{G}_0^6 + 0.0072\mathcal{G}_0^8 \end{array} \right) \left[\begin{array}{l} 0.5 + \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \\ + \frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{0.0091}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} \end{array} \right] + \\ & + \left(\begin{array}{l} -0.1458\mathcal{G}_0^2 + 0.0636\mathcal{G}_0^4 - \\ -0.01\mathcal{G}_0^6 + 0.0288\mathcal{G}_0^8 \end{array} \right) \left[\begin{array}{l} -\frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} - \\ -\frac{0.02}{(2\lambda_0^2 + 1)^5} - \frac{0.0047}{(2\lambda_3^2 + 1)^7} \end{array} \right] + \\ & + (0.0318\mathcal{G}_0^4 - 0.01\mathcal{G}_0^6 + 0.0432\mathcal{G}_0^8) \left[\begin{array}{l} 0.125 + \frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \\ + \frac{0.0391}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{0.0064}{(2\lambda_3^2 + 1)^6} \end{array} \right] + \\ & + (-0.0033\mathcal{G}_0^6 + 0.0288\mathcal{G}_0^8) \left[-\frac{0.0625}{(2\lambda_3^2 + 1)} - \frac{0.0391}{(2\lambda_3^2 + 1)^3} - \frac{0.0139}{(2\lambda_3^2 + 1)^5} \right] + \\ & 0.0072\mathcal{G}_0^8 \left[0.0625 + \frac{0.0391}{(2\lambda_3^2 + 1)^2} + \frac{0.0273}{(2\lambda_3^2 + 1)^4} \right] \end{aligned} \right\},$$

$$I_{8-2} = -\frac{4(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^3}{\lambda_p (2\lambda_p^2 + 1)} A_{8-2},$$

$$\begin{aligned}
A_{8-2} = & \left\{ \begin{aligned} & \left(0.125 - 0.0521g_0^2 + 0.0079g_0^4 \right) \left[\frac{0.5 + \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0625}{(2\lambda_0^2 + 1)^4} + \frac{0.0091}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} \right] + \\ & + \left(\begin{aligned} & 0.125 - 0.1043g_0^2 + \\ & + 0.0237g_0^4 - 0.00243g_0^6 \end{aligned} \right) \left[\frac{-\frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} - \frac{0.0198}{(2\lambda_p^2 + 1)^5}} \right] + \\ & + \left(-0.052g_0^2 + 0.0237g_0^4 - 0.0036g_0^6 \right) \left[\frac{0.125 + \frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0391}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{0.0064}{(2\lambda_p^2 + 1)^6}} \right] + \\ & + \left(0.0079g_0^4 - 0.00243g_0^6 \right) \left[-\frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.0391}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} - \frac{0.0139}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} \right] \end{aligned} \right\}, \\
I_{8-3} = & \frac{2(Sh_0)^2 g_0^5}{\lambda_p (2\lambda_p^2 + 1)} \left\{ \begin{aligned} & \left(0.0625 - 0.0156g_0^2 + 0.00169g_p^4 \right) \left[\frac{0.5 + \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0625}{(2\lambda_0^2 + 1)^4} + \frac{0.0091}{(2\lambda_p^2 + 1)^6}} \right] + \\ & + \left(0.125 - 0.0469g_0^2 + 0.0068g_0^4 \right) \left[\frac{-\frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} - \frac{0.0198}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} - \frac{0.0047}{(2\lambda_p^2 + 1)^7}} \right] + \\ & + \left(0.0625 - 0.0469g_0^2 + 0.0101g_0^4 \right) \left[\frac{0.125 + \frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0391}{(2\lambda_p^2 + 1)^4}} \right] + \\ & + \left(-0.0156g_0^2 + 0.0068g_0^4 \right) \left[\frac{-\frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.0391}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} - \frac{0.0278}{(2\lambda_p^2 + 1)^5}} \right] + \\ & + 0.00169g_0^4 \left[\frac{0.0625 + \frac{0.0391}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0273}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{0.0048}{(2\lambda_p^2 + 1)^6}} \right] \end{aligned} \right\},
\end{aligned}$$

$$I_{8-4} = -\frac{4(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2}{(2\lambda_p^2 + 1)} A_{8-1},$$

$$I_{8-5} = \frac{4(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^4}{(2\lambda_p^2 + 1)} A_{8-2},$$

$$I_{8-6} = \frac{2(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^3 \lambda_p}{(2\lambda_p^2 + 1)} A_{8-1},$$

$$I_{8-7} = \frac{2(Sh_0)^4 \mathcal{G}_0^3 \lambda_p X^2}{(2\lambda_p^2 + 1)} A_{8-7},$$

$$A_{8-7} = \left\{ \begin{aligned} & (0.25 - 0.0208\mathcal{G}_0^2 + 0.00052\mathcal{G}_0^4) \left[\begin{aligned} & 1 + \frac{0.5}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.375}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \\ & + \frac{0.073}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} + \frac{0.02}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} \end{aligned} \right] + \\ & + (0.5 - 0.0625\mathcal{G}_0^2 + 0.00208\mathcal{G}_0^4) \left[\begin{aligned} & -\frac{0.5}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.375}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} - \\ & -\frac{0.1588}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} - \frac{0.047}{(2\lambda_p^2 + 1)^7} \end{aligned} \right] + \\ & + (0.25 - 0.0625\mathcal{G}_0^2 + 0.0031\mathcal{G}_0^4) \left[\begin{aligned} & 0.5 + \frac{0.375}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.3125}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \\ & + \frac{0.064}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} + \frac{0.0184}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} \end{aligned} \right] + \\ & + (-0.0208\mathcal{G}_0^2 + 0.0021\mathcal{G}_0^4) \left[\begin{aligned} & -\frac{0.375}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.3125}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} - \\ & -\frac{0.139}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} - \frac{0.047}{(2\lambda_p^2 + 1)^7} \end{aligned} \right] + \\ & + 0.00052\mathcal{G}_0^4 \left[\begin{aligned} & 0.375 + \frac{0.3125}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.273}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{0.0576}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} + \frac{0.0169}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} \end{aligned} \right] \end{aligned} \right\},$$

$$I_{8-8} = -\frac{4(Sh_0)^4 \mathcal{G}_0^3 \lambda_p X^2}{(2\lambda_p^2 + 1)} A_{8-1},$$

$$I_{8-9} = \frac{4(Sh_0)^4 \mathcal{G}_0^5 \lambda_p X^2}{(2\lambda_p^2 + 1)} A_{8-2},$$

$$I_{8-10} = \frac{4(Sh_0)^4 \mathcal{G}_0^4 \lambda_p^2 X^2}{(2\lambda_p^2 + 1)} A_{8-1}.$$

$$C_{p6-9} = 2\pi D_9 \sum_{k=1}^{k=4} \{I_{9-k}\},$$

$$I_{9-1} = \frac{2(Sh_0)^4 \mathcal{G}_0^3 \lambda_p X}{(2\lambda_p^2 + 1)} A_{8-7},$$

$$I_{9-2} = -\frac{2(Sh_0)^4 \mathcal{G}_0^3 \lambda_p X}{(2\lambda_p^2 + 1)} A_{8-1},$$

$$I_{9-3} = \frac{2(Sh_0)^4 \mathcal{G}_0^5 \lambda_p X}{(2\lambda_p^2 + 1)} A_{8-2},$$

$$I_{9-4} = \frac{2(Sh_0)^4 \lambda_p^2 \mathcal{G}_0^4 X}{(2\lambda_p^2 + 1)} A_{8-1}.$$

$$C_{p6-10} = 2\pi D_{10} \{I_{10-1}\},$$

$$I_{10-1} = \frac{2(Sh_0)^4 \mathcal{G}_0^3 \lambda_p}{(2\lambda_p^2 + 1)} A_{8-7}.$$

В качестве примера на Рис. 4. приведены рассчитанные значения элементов коэффициента тяги (C_{T5}) и мощности (C_{P6}), содержащих индуктивное сопротивление.

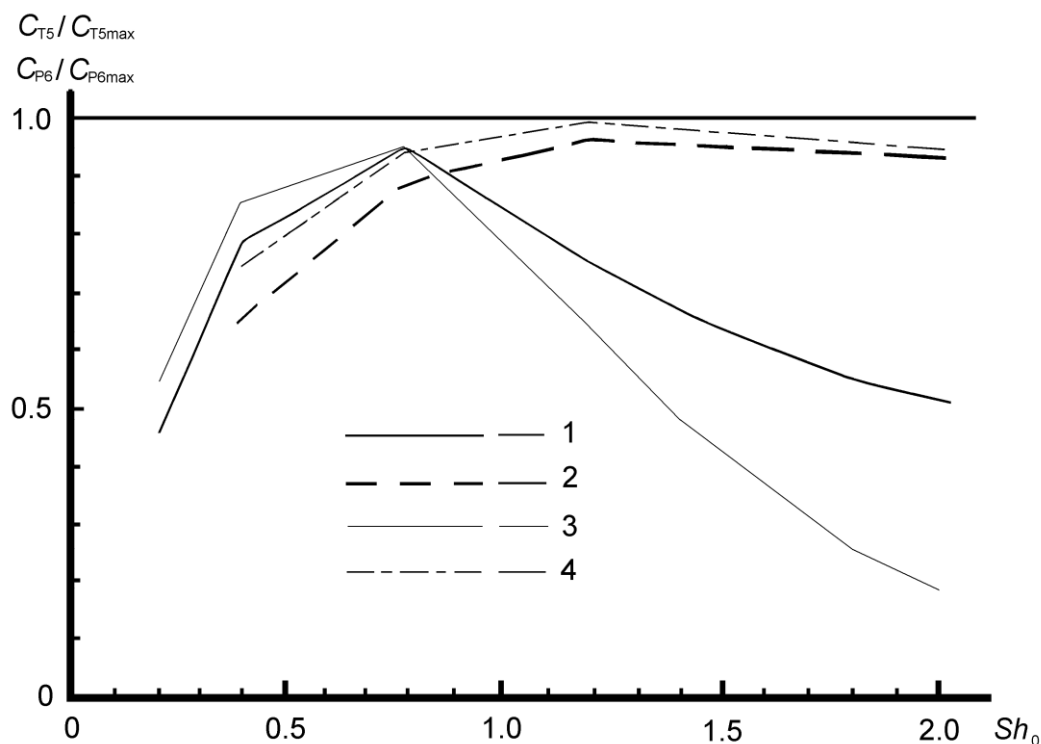


Рис. 4. Коэффициенты тяги и мощности, содержащие индуктивное сопротивление, в зависимости от числа Струхаля и угла атаки. 1 – отношение $C_{T5} / C_{T5\max}$ для угла атаки 5° , 2 – то же отношение для угла атаки 15° , 3 – отношение $C_{P6} / C_{P6\max}$ для угла атаки 5° , 4 – то же отношение для 15° . $C_{T5\max}$ и $C_{P6\max}$ – максимальные значения соответствующих величин, вычисленные с учетом выражений (2) и (13).

Расчет проведен для бесконечного крыла, ось вращения которого расположена на расстоянии $1/3$ хорды от передней кромки ($X = -0.1667$), угол атаки 5° и 15° , относительная амплитуда линейных колебаний 0.75 . Остальные параметры приведены в таблицах 1 и 2. Приведенные к центру крыла коэффициенты гидродинамических производных вычисляли по методике, изложенной в работе [7]. Однако здесь необходимо сделать одно замечание. Дело в том, что в работе [7] гидродинамические производные получены для случая малоамплитудных колебаний крыла, при которых плоскость крыла и его вихревой след считаются лежащими в одной плоскости. При больших амплитудах колебаний крыла

плоскости крыла и следа не совпадают. Число Струхалия крыла в этом случае корректнее записывать в виде $Sh = \omega b / U$, где $U = \sqrt{U_0^2 + \omega^2 h_0^2}$. Именно эти значения числа Струхалия используются при определении производных по таблице в работе [7]. В приведенных же выше формулах необходимо использовать число Струхалия в форме $Sh_0 = \omega b / U_0$.

Анализ рисунка показывает, что коэффициенты тяги и мощности, содержащие индуктивное сопротивление, могут в 2 и более раза отличаться от максимальных значений (особенно при малых значениях угла атаки). При этом суммарный коэффициент тяги при числе Струхалия, равном 2.0, и угле атаки 5° корректируется в большую сторону на 10-12%. Суммарный коэффициент мощности корректируется в меньшую сторону на 4-5%. В большинстве случаев такими корректировками можно пренебречь и вычислять коэффициенты тяги и мощности, используя оценку индуктивного сопротивления по максимуму.

Таблица 1. Коэффициенты гидродинамических производных и другие параметры (для случая $\alpha_0 = 5^\circ$).

№ пп	1	2	3	4	5	6	7
Sh_0	0.2	0.4	0.8	1.2	1.4	1.8	2.0
Sh	0.198	0.383	0.686	0.892	0.965	1.072	1.109
g_0	0.062	0.204	0.4531	0.646	0.723	0.846	0.895
λ_p	6.666	3.3333	1.667	1.111	0.952	0.741	0.666
C_y^α	5.228	4.6162	4.065	3.852	3.782	3.715	3.697
$C_y^{\dot{\alpha}}$	-3.842	-1.533	-0.035	0.4341	0.5748	0.7028	0.7366
$C_y^{\omega_z}$	1.307	1.1541	1.016	0.963	0.945	0.928	0.924
$C_y^{\dot{\omega}_z}$	-1.354	-0.776	-0.402	-0.284	-0.249	-0.217	-0.209

Таблица 2. Коэффициенты гидродинамических производных и другие параметры
(для случая $\alpha_0 = 15^\circ$).

№ пп	1	2	3	4
Sh_0	0.4	0.8	1.2	2.0
Sh	0.383	0.686	0.892	1.109
g_0	0.03	0.279	0.471	0.721
λ_p	3.3333	1.667	1.111	0.666
C_y^α	4.6162	4.065	3.852	3.691
$C_y^{\dot{\alpha}}$	-1.533	-0.035	0.4341	0.7479
$C_y^{\omega_z}$	1.1541	1.016	0.963	0.9223
$C_y^{\dot{\omega}_z}$	-0.776	-0.402	-0.284	-0.2058

3. Исследование взаимодействия компонентов сложного звукового сигнала (взаимное подавление, маскировка) в слуховой системе дельфинов

3.1. Постановка задачи

Естественные акустические сигналы, с которыми имеет дело слуховая система морских млекопитающих, имеют сложный спектральный состав. Это справедливо как для сигналов абиогенного происхождения (шумы и др.), так и сигналов консpezifиков или собственной вокализации животного (коммуникационные и эхолокационные сигналы). 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 – вследствие этих особенностей слуховая система зубатых китов способна одновременно воспринимать и анализировать широкий спектр одновременно действующих сигналов.

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 стволовыми отделами слуховой системы, могут быть зарегистрированы не только непосредственно в этих отделах, но и в дальнем поле на значительном удалении, 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. На предыдущем этапе выполнения данного проекта было проверено предположение о возможности применения метода неинвазивной регистрации КСВП для исследования взаимодействия нескольких частотных компонентов. Предположение основывалось на том, что 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 (РСО). РСО у дельфинов может иметь частоту от 400-500 до 1200-1500 Гц.

Результаты исследований по плану предыдущего этапа проекта показали, что это предположение оправдано. Была разработана технология исследования взаимодействия нескольких частотных компонентов сложного звукового сигнала. Для такого исследования применялись звуковые сигналы, состоящие 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 выбирался в диапазоне, хорошо воспроизводимым реакцией следования огибающей, т.е. от 500 до 1500 Гц. Таким образом, каждая из несущих оказывается «меченой» определенной частотой модуляции.

Как и ожидалось, реакция следования огибающей воспроизводила все частоты модуляции, т.е. содержала смесь соответствующих частотных компонентов. Эти компоненты могли быть разделены обычным частотным анализом. По выраженности

каждого из компонентов можно было судить, насколько велика реакция слуховой системы на соответствующую несущую частоту. Таким образом, оказалось возможным отдельно оценить реакцию на каждую из одновременно воздействующих звуковых частот, что дало инструмент для исследования их взаимодействия в слуховой системе.

Используя разработанный метод, на данном этапе выполнения проекта исследовались взаимодействия между несколькими одновременно предъявляемыми частотными компонентами сложного звукового сигнала.

3.2. 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 ($\kappa = 20000$) 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 B&K8104, расположенный на расстоянии 1 м перед головой животного. Параметры звуковых сигналов контролировались калиброванным измерительным гидрофоном B&K8103, расположенным рядом с головой животного.

Использовались звуковые сигналы со следующими параметрами:

Несущие частоты от 32 до 128 кГц с октавными интервалами (32 – 64 – 128 кГц), полуоктавными (32 – 45 – 64 – 90 – 128 кГц) или четвертьоктавными интервалами (32 – 38 – 45 – 54 – 64 – 76 – 90 – 108 – 128 кГц);

Частоты амплитудной модуляции от 750 до 1500 Гц с равными интервалами 250 Гц (750 – 1000 – 1250 – 1500 Гц) или 125 Гц (750 – 875 – 1000 – 1125 – 1250 – 1375 – 1500 Гц).

3.3. Результаты

Первый и наиболее ясный результат, полученный, при применении стимулов, состоящих из нескольких частотных компонентов: при одновременном действии нескольких частотных компонентов реакция на каждый из них существенно меньше, чем при действии каждого из компонентов (при тех же частоте и интенсивности) в отдельности. Качественно этот эффект был обнаружен на предшествующем этапе исследования (см. отчет за 2008 г.). Детальное количественное исследование, выполненное в рамках настоящего тапа, показало, что степень этого уменьшения не постоянна, а зависит от соотношения частот и интенсивностей одновременно предъявляемых компонентов. При определенных соотношениях параметров отдельных

компонентов, подавление реакции на некоторые из них может быть драматическим. Пример такой ситуации продемонстрирован на рис. 5, где приведены реакции и их частотные спектры на изолированно предъявленный стимул частотой 90 кГц и на комбинацию этого стимула с компонентами более низких частот: 76, 64, 54 и 45 кГц. Видно, что при изолированном предъявлении стимул 90 кГц вызывает четкую реакцию следования огибающей (рис. 5А), что хорошо видно по высокоамплитудному пику на соответствующей частоте модуляции 1250 Гц (рис. 5Б). При последовательном добавлении компонентов на частотах 76, 64, 54 и 45 кГц в спектре реакции появляются дополнительные пики на соответствующих частотах модуляции (1125, 1000, 875 и 750 Гц), но реакция на стимул 90 кГц прогрессивно уменьшается: резко уменьшена уже при добавлении всего лишь одного компонента 76 кГц, становится едва заметной при добавлении еще двух компонентов (64 и 54 кГц) и практически исчезает при добавлении еще одного компонента 45 кГц.

Анализ факторов, обуславливающих такую зависимость реакции на каждый из компонентов от их общего числа показал, что первостепенное значение имеет снижение спектрального контраста каждого из компонентов при добавлении других компонентов. Зависимость амплитуды реакции от числа компонентов хорошо коррелирует с глубиной спектрального контраста соответствующего стимула (рис. 6).

Следующим важным фактором, влияющим на реакции каждого из компонентов, является соотношение их интенсивностей. Чем выше интенсивность каждого из компонентов относительно остальных, тем меньше он подвержен угнетающему влиянию соседних компонентов; чем ниже относительная интенсивность, тем сильнее подавление соседними компонентами. Эта закономерность полностью согласуется с выводом, что важным механизмом взаимного подавления компонентов является снижение уровня спектрального контраста каждого из них: очевидно, что при добавлении более

интенсивных компонентов сильнее снижается спектральный контраст «тестового» компонента.

Среди других факторов, влияющих на величину реакции, большое значение имеет величина частотного интервала между соседними компонентами. При сокращении частотного интервала взаимное подавление компонентов значительно усиливается, при увеличении частотного интервала – ослабляется. Эта закономерность представлена на рис. 3, где показана зависимость реакции на компонент с частотой 64 кГц при изолированном предъявлении и на фоне различного числа дополнительных компонентов – с четвертьоктавными интервалами (рис. 7А) и с полуоктавными интервалами (рис. 7Б). В обоих случаях введение в стимул дополнительных компонентов снижает реакцию на «тестовый» компонент 64 кГц, но при четвертьоктавных интервалах это снижение весьма значительное – в несколько раз, тогда как при полуоктавных интервалах снижение относительно невелико.

Полученные результаты, количественно описывающие взаимодействие нескольких частотных компонентов сложного сигнала, могут быть применены для предсказания реакции слуховой системы на сложные акустические стимулы, в том числе на коммуникационные и локационные стимулы китообразных на фоне помех.

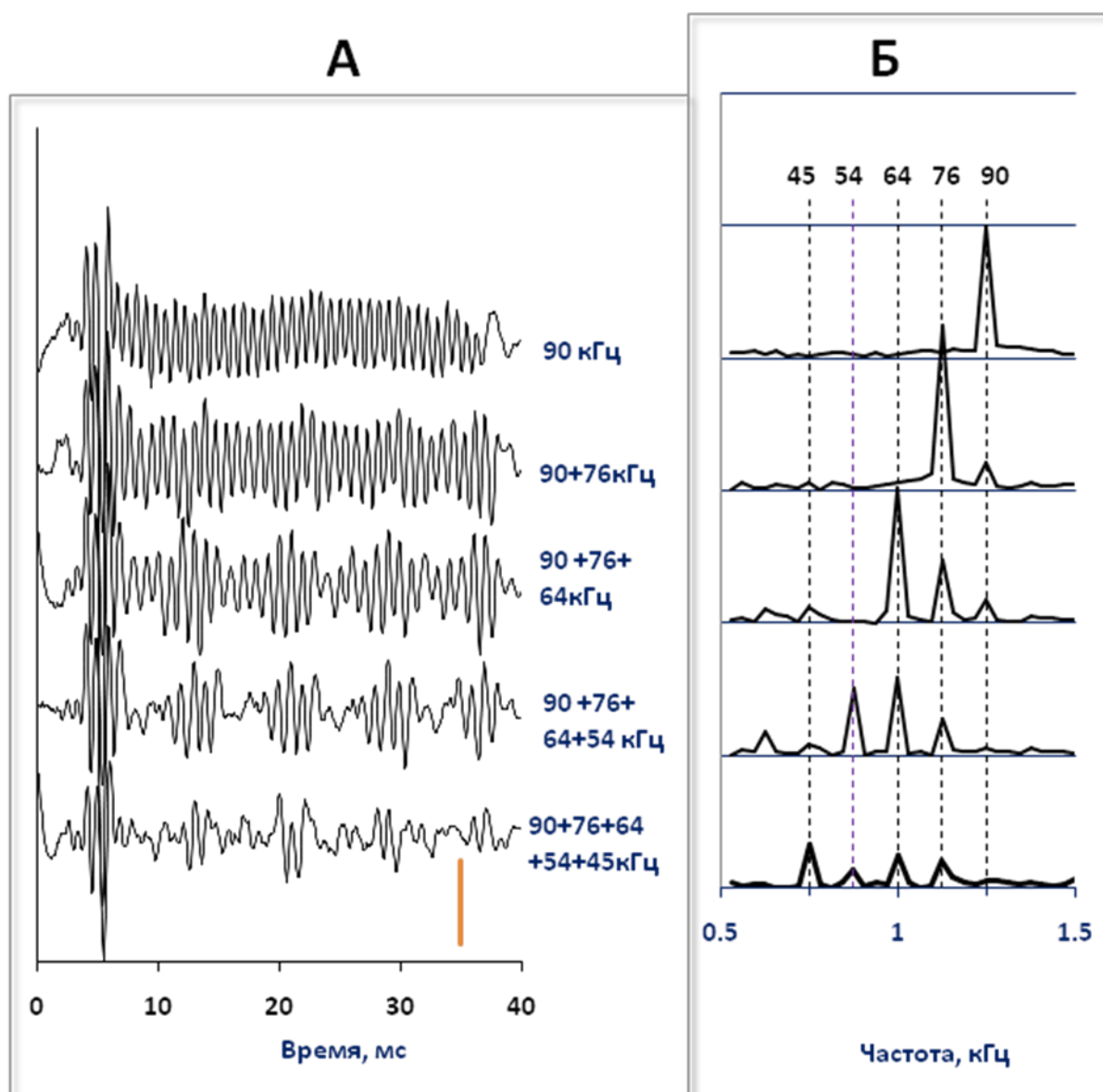


Рис. 5. А: Реакции следования огибающей сигнала дельфина на амплитудно-модулированные сигналы: несущие частоты от 45 до 90 кГц, частоты модуляции соответственно от 750 до 1250 Гц. А: реакции следования огибающей на указанные комбинации компонентов. Б: соответствующие частотные спектры реакций.

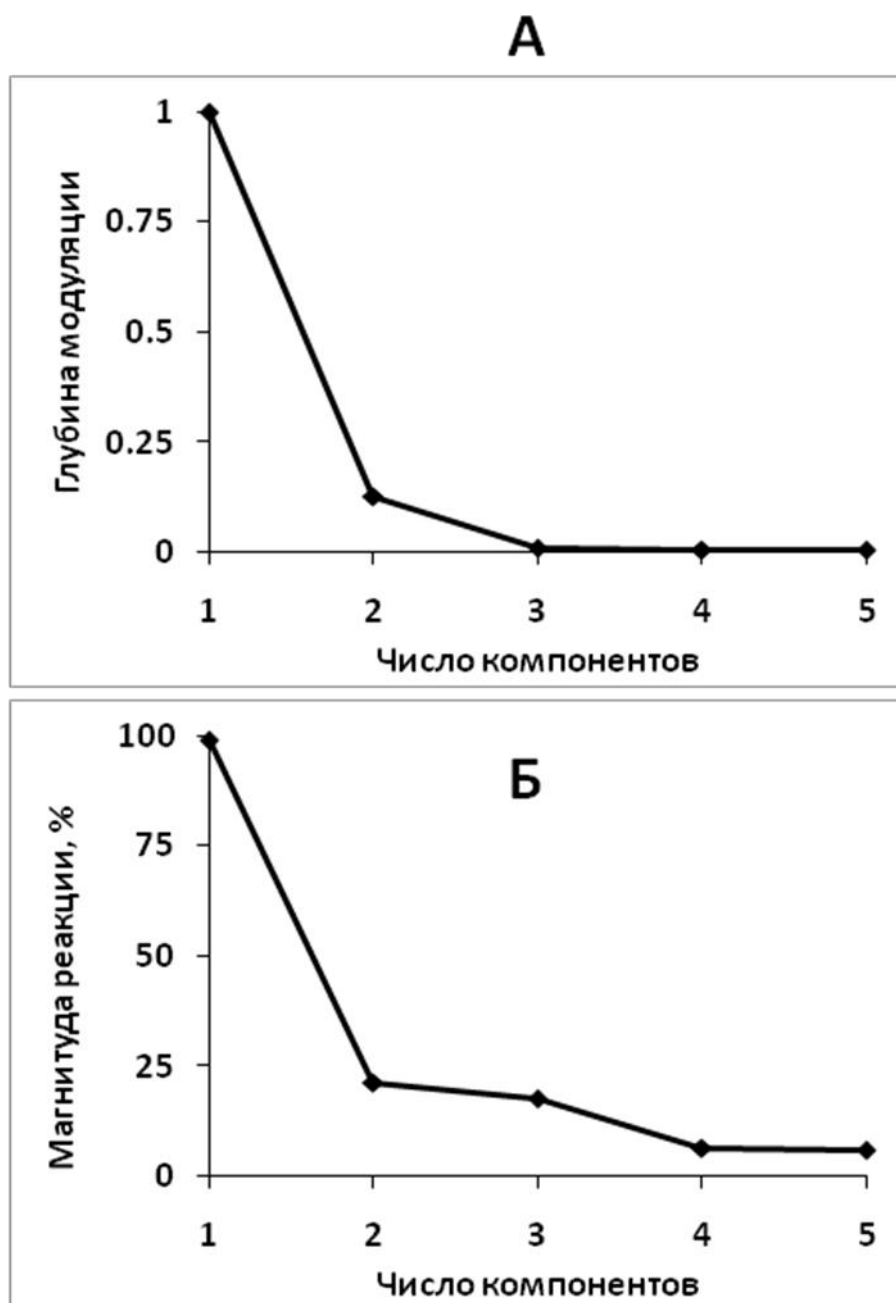


Рис. 6. Глубина модуляции компонента 90 кГц (А) и магнитуда реакции на компонент 90 кГц (Б) в зависимости от числа компонентов (компонент 1 – 90 кГц, компонент 5 – 45 кГц)

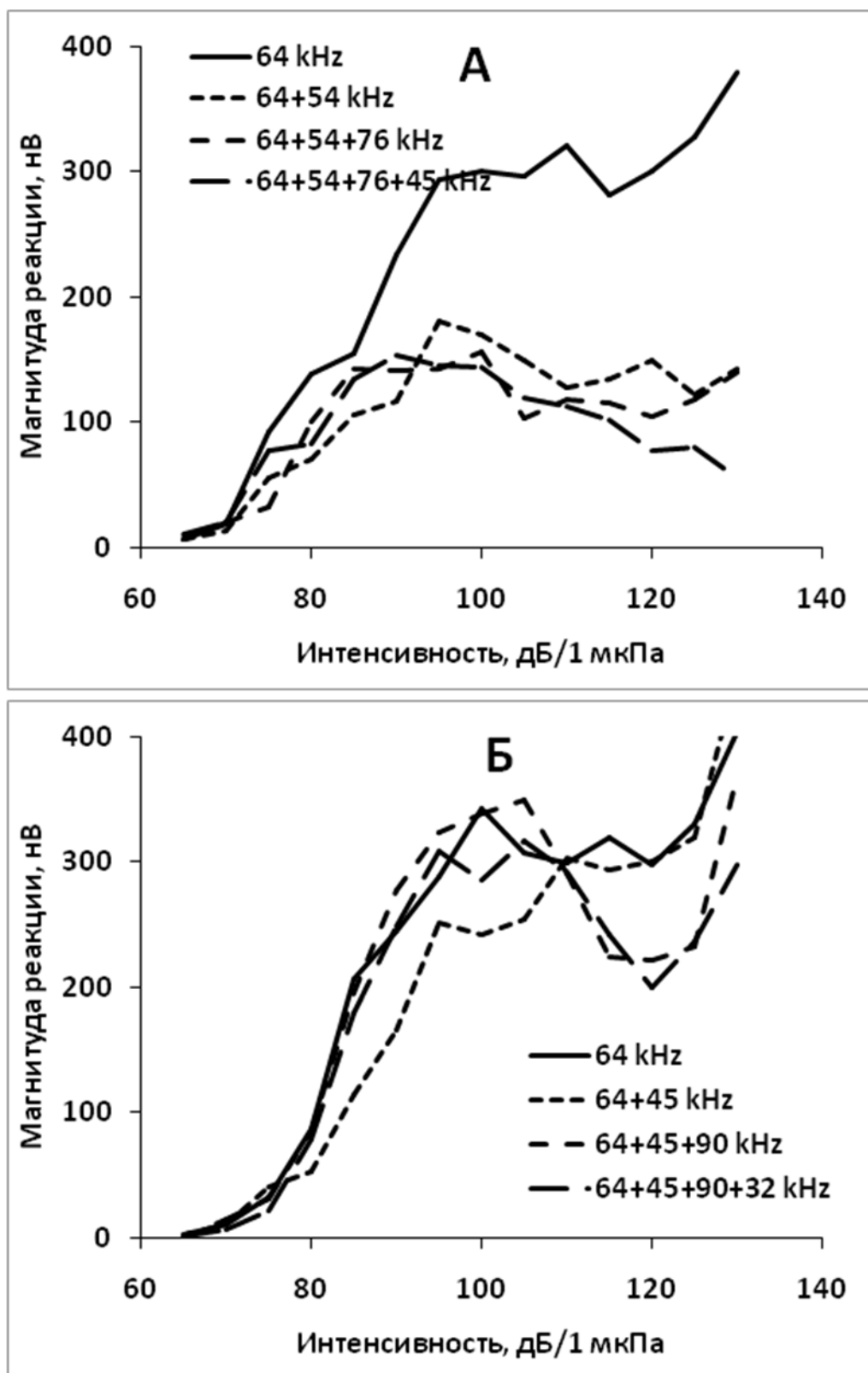


Рис. 7. Зависимость реакции на частотный компонент 64 кГц от интенсивности на фоне различного количества дополнительных компонентов (как указано в легенде). А: четвертьоктавные частотные интервалы. Б: полуоктавные частотные интервалы между компонентами.

4. Исследование механизмов, обеспечивающих повышенную разрешающую способность сетчатки глаза китообразных и ластоногих

4.1. Постановка задачи

Топография ретинальных клеток сетчатки – важнейший фактор, определяющий ретинальную разрешающую способность и соответственно остроту зрения. Ретинальная разрешающая способность зависит от расстояния между соседними ганглиозными клетками сетчатки: чем меньше межклеточные расстояния, тем выше разрешающая способность. Однако более строгая оценка ретинальной разрешающей способности требует учитывать не только среднюю плотность ганглиозных клеток, но и рисунок (характер мозаики) их взаимного расположения, поскольку от него также зависит расстояние между соседними клетками.

Для оценки того, как регулярность расположения клеток влияет на ретинальную разрешающую способность, наиболее адекватным нам представляется метод пространственных автокоррелограмм. Он состоит в том, что вокруг каждого элемента (клетки) подсчитывается плотность остальных элементов как функция расстояния от этой клетки; данные для всех клеток усредняются. Можно было ожидать, что сравнительный анализ статистических свойств разных типов сетчатки позволит установить факторы, влияющие на ее разрешающую способность.

4.2. Методика

Проанализированы сетчатки 12 видов млекопитающих. Для каждого из видов исследовали по одному участку, выбранному в зоне высокой плотности ганглиозных клеток (*area centralis*, зрительная полоска или аналогичные им зоны высокой концентрации клеток), и по одному участку в зоне низкой плотности клеток. Мозаику расположения ганглиозных клеток исследовали на тотальных препаратах сетчатки, окрашенных крезил-виолетом. С выбранных участков тотальных препаратов сетчатки

делали цифровые микрофотографии, по которым проводили всю дальнейшую количественную обработку.

4.3. Результаты

Общим для пространственных автокоррелограмм всех образцов является наличие «мертвой зоны» – зоны отсутствия окружающих клеток на расстоянии менее 5–6 мкм, т.е. сопоставимым с размером тела клетки. За пределами этой зоны плотность окружающих клеток возрастает с увеличением расстояния, и после некоторых флуктуаций функция асимптотически приближается к уровню средней плотности клеток по образцу. За мертвой зоной функция возрастала в некоторых образцах до значений, в 2–3 раза превосходящих среднюю плотность клеток в образце. Пик функции находился на расстоянии в несколько раз меньшем, чем среднее межклеточное расстояние в образце (рис. 4).

Специальным анализом было установлено, какие именно клетки вносят основной вклад в создание пика пространственно-автокорреляционной функции. Эти клетки образуют небольшие (из 2–5 элементов) группы (кластеры), относительно равномерно разбросанные по всей площади образца. В пределах каждой из этих групп клетки находятся на относительно небольшом (до 15–20 мкм) расстоянии друг от друга, что и обуславливает высокую плотность окружающих клеток вокруг каждой из них.

Обнаруженные кластеры ганглиозных клеток обеспечивают повышение ретинальной разрешающей способности в областях низкой концентрации ганглиозных клеток. Они могут работать как локальные микрзоны высокого разрешения, сканирующие изображение и тем самым обеспечивающие удовлетворительную разрешающую способность: весьма экономный и эффективный механизм.

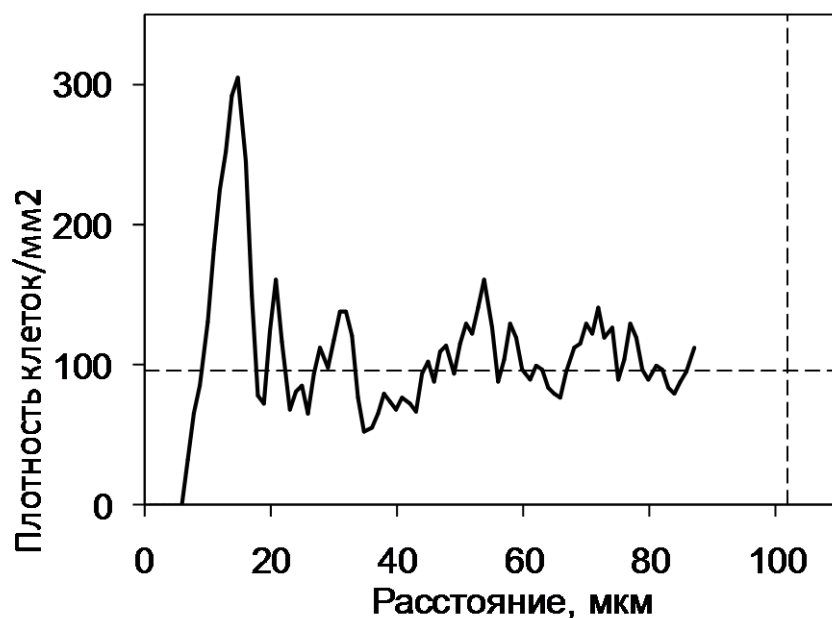
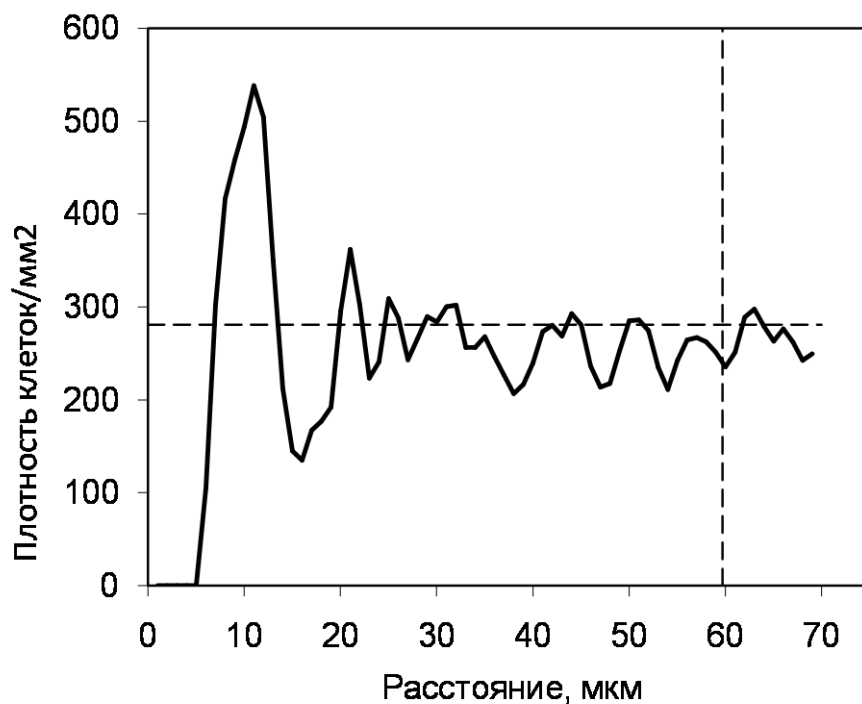
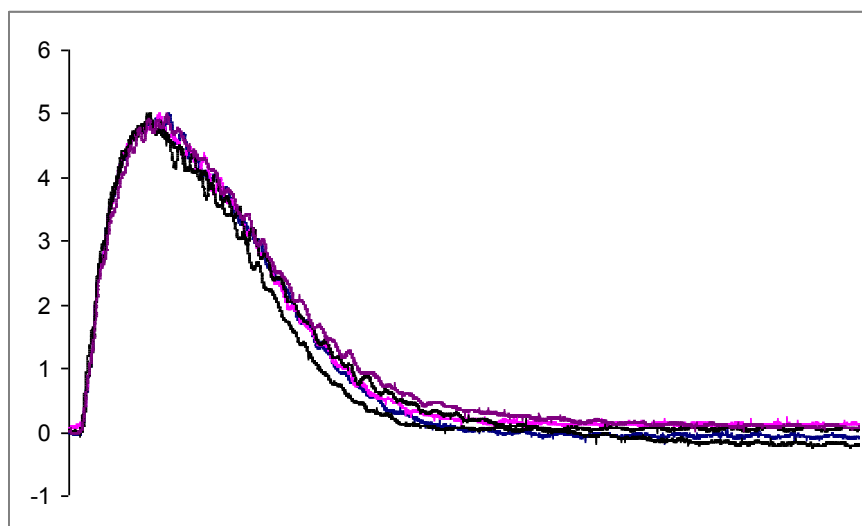


Рис. 8. Пространственные автокоррелограммы ганглиозного слоя периферической зоны сетчатки северного морского котика (вверху) и дельфина белухи (внизу). Вертикальная пунктирная линия – средняя плотность клеток в образце, горизонтальная пунктирная линия – среднее расстояние между клетками в образце. Виден пик высокой плотности, значительно превышающий среднюю плотность и расположенный на расстоянии, много меньшем среднего межклеточного расстояния.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые экспериментально зарегистрированы электрические разряды у сома *Parasilurus asotus*. Разряды представляют собой монополярные импульсы длительностью 50-300 мс, что соответствует частотным характеристикам ампулированных электрорецепторов этих сомов. Электрогенерация проявлялась только при агрессивном-оборонительном поведении не менее двух особей. От одиночных рыб разряды не наблюдались ни при длительных непрерывных регистрациях (более суток каждая), ни при механической стимуляции. Предлагается к обсуждению гипотеза возможного механизма активного (с использованием собственных электрических разрядов) мониторинга электропроводности воды с относительной чувствительностью порядка 0.0002%. Эта гипотеза может быть применена к объяснению аномального группового поведения этих сомов перед землетрясениями.



Пример наложения 5 электрических разрядов сома *Parasilurus asotus*, приведенных к одной амплитуде и полярности и выровненных по переднему фронту.

Сформулирована математическая задача по оценке индуктивного сопротивления, испытываемого жестким крылом, моделирующим хвостовую лопасть дельфина. Получены расчетные формулы, позволяющие оперативно оценивать индуктивное сопротивление хвостовой лопасти дельфина по экспериментально измеренным кинематическим параметрам. Оценки показывают, что индуктивное сопротивление лопасти дельфина не превышает 15% от величины тяги, развиваемой лопастью. Эту оценку следует считать несколько завышенной, так как она не учитывает гибкости хвостовой лопасти.

Продолжены исследования взаимодействия между частотными компонентами сложного звукового сигнала (взаимное подавление, маскировка) в слуховой системе дельфинов. Показано, что одновременное предъявление нескольких частотных компонентов звукового сигнала приводит к значительному подавлению реакций слуховой системы дельфина афалины на каждый из них. Степень подавления зависит от интенсивности компонентов и частотных интервалов между ними. Данные важны для оценки влияния шумов океана на способность слуховой и эхолокационной ориентации дельфинов.

Выявлены механизмы, обеспечивающие повышенную разрешающую способность сетчатки глаза китообразных и ластоногих. Обнаружено, что расположение части ганглиозных клеток сетчатки некоторых китообразных и ластоногих в плотных группах (кластерах) приводит к значительному повышению разрешающей способности сетчатки по сравнению с равномерным распределением.

Поставленные задачи выполнены в полном объеме.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Барон В.Д. 1982. Электрогенераторные системы рыб: эволюция и механизмы адаптации. М.: Наука, 112 с.
2. Барон В.Д. 1994. Возможная роль электрорецепции в поведении морских слабоэлектрических скатов *Raja clavata* (Rajidae) // Сенсорные системы. Т. 8. № 3–4. С. 147–161.
3. Барон В.Д., Моршнев К.С. 1998. Характеристика электрогенерации у двух африканских видов *Synodontis* (Mochokidae, Siluriformes) // Докл. РАН. Т. 361. № 1. С. 123–125.
4. Барон В.Д., Орлов А.А., Голубцов А.С. 1996. Обнаружение электрических разрядов у африканского сома *Auchenoglanis occidentalis* (Siluriformes, Bagridae) // Докл. РАН. Т. 349. № 4. С. 106–110.
5. Барон В.Д., Моршнев К.С., Ольшанский В.М. и др. 2001 Наблюдения электрической активности силуриевых сомов (Siluriformes) в оз. Чамо (Эфиопия) // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 4. С. 542–549.
6. Барон В.Д., Орлов А.А., Моршнев К.С. 2002. Запуск электрических разрядов сома *Synodontis serratus* и *Clarias gariepinus* // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 2. С. 223–230.
7. Белоцерковский С.М. О коэффициентах вращательных производных // Тр. ЦАГИ. 1958. Вып. 725. С. 5–28.
8. Моршнев К.С., Барон В.Д. 2001. Электрическая активность африканских сомов *Clarias gariepinus* в процессе онтогенеза // Докл. РАН. Т. 380. № 3. С. 422–424.
9. Моршнев К.С., Ольшанский В.М. 1997. Электрические разряды азиатского сома *Ompok bimaculatus* (Siluridae) // Докл. РАН. Т. 354. № 3. С. 419–422.
10. Некрасов А.И. Теория крыла в нестационарном потоке. М.: Изд-во АН СССР. 1947.
11. Ольшанский В.М., Моршнев К.С. 1996. Выявление профилей фазной электрочувствительности у *Synodontis* (Mochokidae) // Докл. РАН. Т. 347. № 4. С. 564–566.

12. Ольшевский В.М., Моринев К.С., Насека А.М., Нгуен Тхи Нга. 2002. Электрические разряды клариевых сомов, культивируемых в Южном Вьетнаме // *Вопр. ихтиологии*. Т. 42. № 4. С. 549–557.
13. Ольшевский В.М., Моринев К.С., Солдатова О.А., Нгуен Тхи Нга. 2005. Особенности создания аппаратуры для экспериментальных исследований электрокоммуникации сомов // *Тр. конф. Поведение рыб. Борок: Акварос*. С. 392–396.
14. Орлов А.А., Барон В.Д. 2005. Реакции электрогенераторной системы *Synodontis* (Mochokidae, Siluriformes) на слабые электрические поля // *Докл. РАН*. Т. 403. №4. С. 284–287.
15. Орлов А.А., Барон В.Д., Ольшевский В.М. 1993. Электрогенераторная активность *Synodontis* и ее изменения при действии слабых электрических полей" // *Докл. РАН*. Т. 332. № 1. С. 110–113.
16. 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. 207-216.
17. Пушков С.Г., Романенко Е.В., Лопатин В.Н. Гидродинамические силы, развиваемые крылом, при различных положениях оси вращения. Тяга при гармоническом угле атаки // *Успехи соврем. Биологии*. 2006. Т. 126. № 3. С. 305-311.
18. Романенко Е.В. Гидродинамика рыб и дельфинов. М.: КМК. 2001. 412 с.
19. Романенко Е.В., Пушков С.Г. Экспериментальное исследование кинематики хвостовой лопасти дельфина // *Докл. РАН*. 1998. Т. 358. № 2. С. 274-276.
20. Романенко Е.В., Пушков С.Г. Гидродинамика рыб и дельфинов // Санкт-Петербургский научный центр РАН. Научный Совет по проблемам фундаментальной и прикладной гидрофизики. Сборник научных трудов. 2008. №2. С. 13-27.

21. 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.
22. 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. 299-304
23. Седов Л.И. Плоские задачи гидродинамики и аэродинамики. М.: Наука, 1966.
24. Abe N. 1935. Galvanotropism of the catfish *Parasilurus asotus* (Linne) // Sci. Rept. Tohoku Univ. Biol. V. 9. P. 393-406.
25. Asano M., Hanyu I. 1987. Sensitivity to electricity in the catfish *Parasilurus asotus* // Comp. Biochem. Physiol. V. A 86. P. 485-489.
26. Baron V.D., Pavlov D.S. 2003. Discovery of specialized electrogenerating activity in two species of *Polypterus* (Polypteriformes, Osteichthyes) // J. Ichthyology. V. 43. Suppl. 2. P. S259-S261.
27. Baron V.D., Morshnev K.S., Olshansky V.M., Orlov A.A. 1994a. Electric organ discharges of two species of African catfish (*Synodontis*) during social behavior // Animal Behav. V. 48. P. 1472-1475.
28. Baron V.D., Orlov A.A., Golubtsov A.S. 1994b. African catfish: the new group of weakly electric fish // Experientia. V. 50. P. 644-647.
29. Baron V.D., Orlov A.A., Elyashev D.E. 2005. Investigation of electric and acoustic activity of some representatives of the ichthyofauna Southern Vietnam // J. Ichthyology. V. 45. Suppl. 2. P. S271-S279.
30. Finger T.E. 1986. Electoreception in catfish // Electoreception. T.H. Bullock, W. Heiligenberg (eds.). N.Y.: Wiley. P. 287-317.
31. Hagedorn M., Womble M., Finger T.E. 1990. Synodontid catfish: a new group of weakly electric fish // Brain Behav. Evol. V. 35. P. 268-277.

32. *Heiligenberg W.* 1986. Jamming avoidance responses model systems for neuroethology // *Electroreception*. T.H. Bullock, W. Heiligenberg (eds.). N.Y.: Wiley. P. 613–650.
33. *Heiligenberg W.* 1991. Neural nets in electric fish. Cambridge, MA: MIT Press, 198 p.
34. *Kokubo S.* 1934. On the behaviour of catfish in response to galvanic stimuli // *Sci. Rept. Tohoku Univ. Biol.* V. 9. P. 87–96.
35. *Lissmann H.W, Machin K.E.* 1993. Electric receptors in a non_electric fish (*Clarias*) // *Nature*. V. 199. P. 88–89.
36. *Madden T., Mackie R.* 1996. What electrical measurements can say about changes in fault systems // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. V. 93. P. 3776–3780.
37. *Moller P.* 1995. Electric fishes history and behavior. London: Chapman & Hall, 608 p.
38. *Rikitake Tsuneji.* 1976. Earthquake prediction, developments in solid earth geophysics. № 9. Netherlands: Elsevier Sci. Publ. Co., 374 p.
39. *Peters R.C., Eeuwes L.B.M., Bretschneider F.* 2007. On the electrodetetection threshold of aquatic vertebrates with ampullary or mucous gland electroreceptor organs // *Biol. Rev.* V. 82. P. 361–373.
40. *Romanenko E.V.* Fish and Dolphin Swimming. Sofia-Moscow. Pensoft. 2002. 430 p.
41. *Sidorin Ya.* 2003. Search for earthquake precursors in multidisciplinary data monitoring of geophysical and biological parameters // *Natur. Hazards and Earth syst. Sci.* V. 3. P. 153–158.
42. *Suyehiro Y.* 1934. Some observations on the unusual behaviors of fishes prior to an earthquake // *Bull. Earthquake Res. Inst. Univ. Tokyo. Suppl.* 1. P. 228–231.
43. *Uzuka K.* 1934. Some notes of the behavior of the catfish, *Parasilurus asotus*, as seen through the responses to weak electric current // *Sci. Rept. Tohoku Univ. Ser. 4.* V. 8. P. 369–381.
44. *Wu C.H.* 1984. Electric fish and discovery of animal electricity // *Amer. Sci.* V. 72. № 6. P. 598–607.
45. *Yamazaki Y.* 1975. Precursory and coseismic resistivity changes // *Pure Appl. Geophysics*. V. 113. P. 219–227