

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УЧРЕЖДЕНИЕ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ 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

«15» ноября 2010 г.

ОТЧЕТ

О НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЙ РАБОТЕ

По Программе фундаментальных исследований Президиума РАН № 20

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

Проект «ИССЛЕДОВАНИЕ СИГНАЛЬНЫХ И ДВИЖИТЕЛЬНЫХ КОМПЛЕКСОВ

ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ»

(годовой)

Руководитель проекта

Академик

Д.С. Павлов

МОСКВА 2010

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 55 с., 1 кн., 10 рис., 39 источников.

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

Объектом исследования являются дельфины и рыбы. Цель работы – исследование двигательных способностей дельфинов, и электролокационных способностей слабоэлектрических рыб. Основное внимание уделено моделированию хвостовой лопасти дельфина жестким крылом и оценка его индуктивного сопротивления.

Выполнены экспериментальные исследования по обнаружению специализированной электрогенераторной активности у двух представителей семейства *Uranoscopidae* (*Uranoscopus bicinctus* и *Uranoscopus affinis*), обитающих в прибрежной полосе залива Нячанг Южно-Китайского моря (Вьетнам). Впервые зарегистрированы электрические разряды длительностью до 100 мс у *U. bicinctus* и до 300 мс у *U. affinis*.

Разработана методика для определения чувствительности к шумовым воздействиям слуховой системы китообразных. Продемонстрирована полная работоспособность методики и готовность ее применения к исследованию слуха разных видов китообразных.

Обозначения и сокращения

ППП- постоянное повышение порога,

ВПП- временное повышение порога,

СВП слуховой вызванный потенциал,

СОДЕРЖАНИЕ

	ВВЕДЕНИЕ	6
	ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ	7
1	Экспериментальное изучение особенностей электрогенерации	7
	у морских слабоэлектрических рыб семейств <i>Uranoscopidae</i> и <i>Rajidae</i> .	
1.1.	Материал и методы.	9
1.2.	Результаты.	10
1.2.1	Ответы на механическую стимуляцию.	10
1.2.2.	Электрофизиология	15
1.2.2.1.	Запуск электрических разрядов <i>Uranoscopus bicinctus</i>	15
	электростимуляцией нейронных структур в головном мозге.	
1.2.2.2.	Зависимость длительности разряда от продолжительности серии	17
	стимулирующих импульсов	
1.2.2.3.	Картина распределения потенциалов вблизи тела <i>U. bicinctus</i> при разряде.	19
1.3.	Обсуждение.	20
2.	Индуктивное сопротивление жесткого крыла	23
3	Влияние интенсивного шума на слуховые пороги дельфинов	41
3.1	Постановка задачи	41
3.2	Методика экспресс-определения слуховых порогов у китообразных	43
3.3	Примеры динамики изменения слуховых порогов после воздействия шума	47
	ЗАКЛЮЧЕНИЕ	49
	СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	51

ВВЕДЕНИЕ

До последнего времени представители семейства *Astroscopus y-graecum* (звездочеты) считались единственными представителями морских костистых рыб, обладающих электрическими органами. Однако, в 70-х годах прошлого века специализированная электрогенераторная активность была обнаружена у представителя рода *Uranoscopus* – европейского звездочета *U.scaber*, обитающего у берегов Средиземного моря, прилегающих частей Атлантического океана и в Черном море [5,11]. В настоящей работе предпринята попытка обнаружения и регистрации специализированной электрогенераторной активности у двух представителей семейства Uranoscopidae - *Uranoscopus bicinctus* и *Uranoscopus affinis*, обитающих в прибрежных водах Южного Вьетнама.

Предложен новый метод оценки индуктивного сопротивления плоского жесткого крыла, моделирующего хвостовую лопасть дельфина, совершающего гармонические колебания достаточно большой амплитуды при произвольном положении оси вращения. Кинематические параметры характеризуются гармоническими линейными колебаниями и гармоническими изменениями угла атаки.

Разработана методика для определения чувствительности к шумовым воздействиям слуховой системы китообразных. Продемонстрирована полная работоспособность методики и готовность ее применения к исследованию слуха разных видов китообразных.

ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ

1, Экспериментальное изучение особенностей электрогенерации у морских слабоэлектрических рыб семейств *Uranoscopidae* и *Rajidae*.

Выполнены экспериментальные исследования по обнаружению специализированной электрогенераторной активности у двух представителей семейства *Uranoscopidae* (*Uranoscopus bicinctus* и *Uranoscopus affinis*), обитающих в прибрежной полосе залива Нячанг Южно-Китайского моря (Вьетнам). Впервые зарегистрированы электрические разряды длительностью до 100 мс у *U. bicinctus* и до 300 мс у *U. affinis*. Разряды представляют собой монополярные колебания потенциала, с электроотрицательностью в области головы рыбы. Исследовано распределение потенциалов на поверхности тела звездочета и показано, что электрическое поле при разряде обладает дипольными характеристиками, а зона «нулевой» эквипотенциали проходит в районе мягкого спинного плавника (Рис. 1).

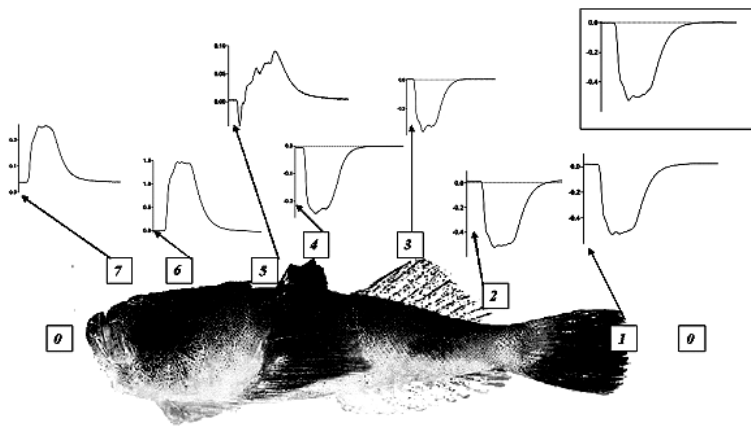


Рис. 1. Распределение потенциалов вблизи поверхности тела *Uranoscopus bicintus*. Справа, сверху – «стандартный» разряд между точками «0»- «0». При измерениях левый (по схеме) электрод «0» остается неподвижным, а правый последовательно перемещается по точкам «1»-«7». В месте реверса потенциала (вблизи точки «5») амплитуда крайне мала.

Электрофизиологическими экспериментами с использованием метода микроэлектродной стимуляции различных отделов мозга звездочета показано, что стабильные электрические разряды вызываются при раздражении медиальной зоны дна 4-го желудочка продолговатого мозга. Вызываемые таким способом разряды полностью аналогичны генерируемым спонтанно и при механических раздражениях кожи, что позволяет сделать вывод о локализации электромоторного центра именно в этой зоне.

Семейство *Uranoscopidae* включает около 50 видов, обитающих главным образом в тёплой и умеренной зонах Атлантического, Индийского и Тихого океанов, особенно у берегов Японии и Восточной Индии. Известно, что в составе этого семейства имеется один род - *Astroscopus*, относящийся к т.н. сильноэлектрическим рыбам. У представителя этого рода *A. y-graecum* зарегистрированы электрические разряды напряжением до 50 В, в связи с чем долгое время это семейство считалось уникальным по трем основным причинам: во-первых, все остальные его представители считались неэлектрическими, во-вторых, в отличие от всех известных электрических рыб у звездочетов не обнаружены электрорецепторы, наконец, в-третьих, до последнего времени они считались единственными представителями морских костистых рыб, обладающих электрическими органами. Однако, в 70-х годах прошлого века специализированная электрогенераторная активность была обнаружена у представителя рода *Uranoscopus* – европейского звездочета *U.scaber*, обитающего у берегов Средиземного моря, прилегающих частей Атлантического океана и в Черном море [5,11. В настоящей работе нами предпринята попытка обнаружения и регистрации специализированной электрогенераторной активности у двух представителей

семейства Uranoscopidae - *Uranoscopus bicinctus* и *Uranoscopus affinis*, обитающих в прибрежных водах Южного Вьетнама.

1.1. Материалы и методы.

Эксперименты проводились на 12 особях *U. bicinctus* и 2 особях *U. affinis*, отловленных в прибрежной зоне залива Нячанг (Южно-китайское море г. Нячанг, Южный Вьетнам). Следует отметить, что общее количество отловленных звездочетов было значительно большим, однако, хорошо переживших акклиматизацию и пригодных для длительных экспериментов оказалось лишь указанное выше количество. Рыбы содержались в 300 л бассейне с фильтрованной морской водой со 10 см слоем очищенного прибрежного песка на дне. Вода постоянно аэрировалась мощными воздуходувными насосами и циркулировала через фильтры и специальный флотатор, что способствовало поддержанию ее в отличном состоянии. Температура воды – 25 - 28⁰С, электропроводность - 0,5 (Ом·см)⁻¹.

После акклиматизации рыба переносилась в экспериментальный бассейн размерами 25x25x20 см³ с аэрируемой морской водой. Расстояние между электродами из нержавеющей стали, укрепленными на торцевых стенках аквариума – 20 см. Измерения проводились по стандартной методике [2]. Усиленные сигналы от электродов (дифференциальный усилитель с полосой частот 0.1 Гц-3 кГц) поступали на аналого-цифровой преобразователь (DAQ-card AI-16E-4, National Instruments), соединенный со входом ноутбука. После этого соответствующая программа, написанная на основе пакета LabView 7.0, позволяла сначала буферизировать входящую информацию, а затем после прохождения через оконный дискриминатор записывать электрические сигналы в отдельные файлы.

1.2. Результаты.

1.2.1. Ответы на механическую стимуляцию.

Uranoscopus bicinctus. Впервые электрические разряды *Uranoscopus bicinctus* удалось зарегистрировать при механических раздражениях деревянной палочкой области окончания хвостового плавника. Легкое касание палочкой в этой области вызывало электрический разряд (или их серию) с последующим закапыванием в песок на большую глубину. Полностью аналогичные разряды удалось наблюдать и при просмотре продолжительных видеозаписей за поведением звездочета, когда крайне редко (1-2 случая за 6-8 часовые наблюдения) электрические разряды возникали при закапывании в песок, или выкапывания из него. Полностью аналогичные разряды удалось наблюдать и при просмотре продолжительных видеозаписей за поведением звездочета. Разряды представляют собой монополярные колебания потенциала (область головы при разряде электроотрицательна), возникающие либо по одиночке, либо сериями (Рис. 2, ось абсцисс - милливольты). Возникновение электрогенерации не сопровождается какими-либо резкими телодвижениями животного – наблюдения показывают, что регистрируемые сигналы не имеют электромиограммного происхождения.

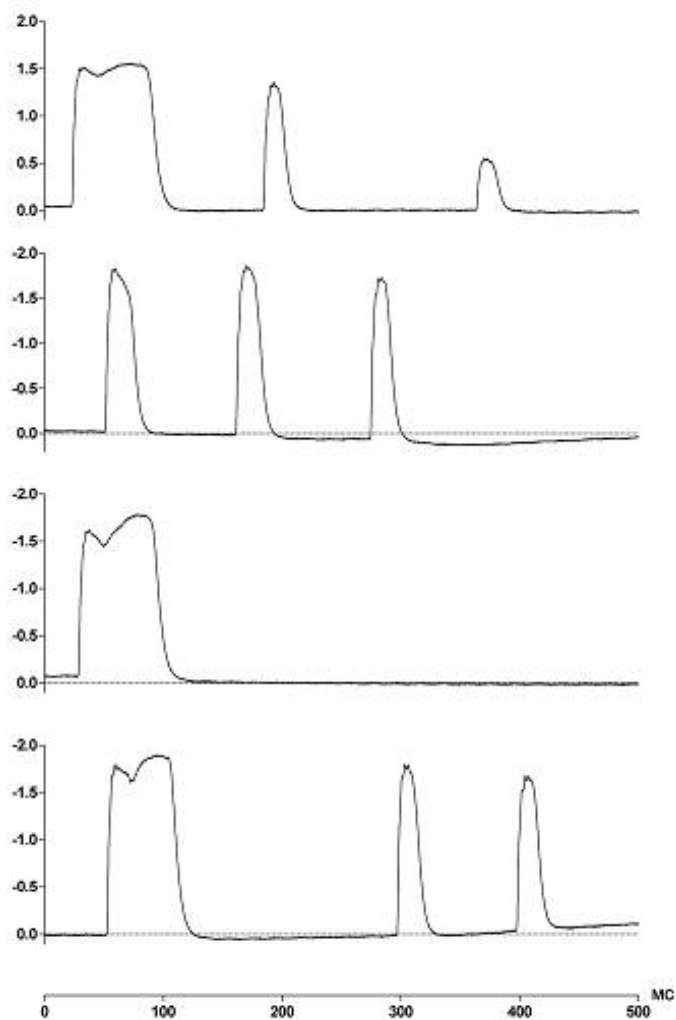


Рис.2. Примеры электрических разрядов *Uranoscopus bicinctus* при развертке 500 мс. По оси ординат – амплитуды разрядов (мВ)

Длительности электрических разрядов *U.bicinctus* занимают диапазон 20 -100 мс, причем разряды большей длительности возникают, как правило, по одиночке, либо в начале серий. Принадлежность обнаруженных сигналов к специализированной электрогенераторной активности аргументируется следующими фактами. Во-первых, четкая стабильность паттерна разрядов – монополярность, отсутствие электромиографических высокочастотных составляющих и их воспроизводимость. Во-вторых, амплитуды сигналов (их величина естественно, зависит от условий регистрации-расстояния между электродами, уровнем наполнения бассейна морской водой, размерами и физиологическим состоянием особи) на порядки превышают колебания потенциала,

связанные с биоэлектrogenезом «обычных» структур – жаберный аппарат, сердце и т. В одном из экспериментов на особи размером 215мм, были зарегистрированы разряды амплитудой около 4,5 мВ (в вышеописанных условиях отведения). Приблизительный пересчет этого значения на возможную разность потенциалов, генерируемую предполагаемым электрическим органом, и измеренную непосредственно на поверхности ее тела дает значение этого напряжения в десятки милливольт.

Наконец, в-третьих, многочисленные регистрации, проведенные как в рассматриваемых здесь экспериментах, так и в опытах по электростимуляции электромоторных центров (см. ниже), однозначно выявляют дипольную природу источника этих разрядов. В зависимости от ориентации рыбы относительно регистрирующих электродов колебания потенциала при разряде наблюдаются на экране в ту или иную сторону.

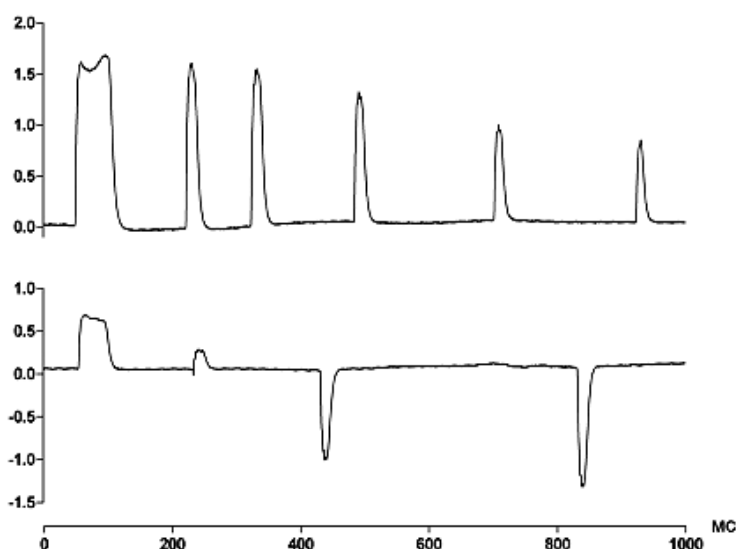


Рис. 3. . Серии электрических разрядов *Uranoscopus bicintus* при развертке 1000 мс.

На Рис.3 представлены серии электрических разрядов, генерируемые звездочетом в ответ на кратковременное касание кончика хвоста деревянной палочкой. Верхняя осциллограмма – рыба оставалась неподвижной после раздражения, в результате чего импульсы серии однонаправлены. На нижней осциллограмме представлен случай, когда

после кратковременного касания хвоста рыба генерирует разряды, одновременно разворачиваясь относительно электродов – заметно изменение направления сигнала. Очевидно, что это связано отнюдь не с изменением полярности разряда, а с вращением собственного «диполя» рыбы относительно электродов.

Однотипность электрических разрядов наглядно проявляется при использовании так называемого метода наложения сигналов, отнормированных по амплитуде и совмещенных по переднему фронту (Рис.4, все разряды взяты из

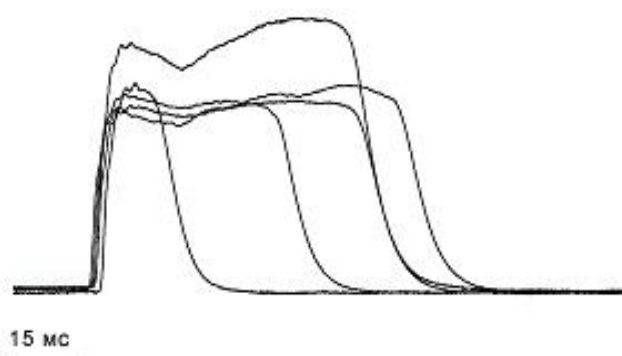


Рис. 4. Наложение 5-ти электрических разрядов *Uranoscopus bicintus*, совмещенных по переднему фронту

одного опыта). Анализ показывает, что как механизмы набора и спада амплитуды, так и общий паттерн разряда однотипны.

Uranoscopus affinis. Из 14-ти отловленных звездочетов этого вида, к сожалению, только два экземпляра оказались достаточно жизнеспособными для проведения экспериментов по вызову электрических разрядов методом механической стимуляции (Рис. 5).

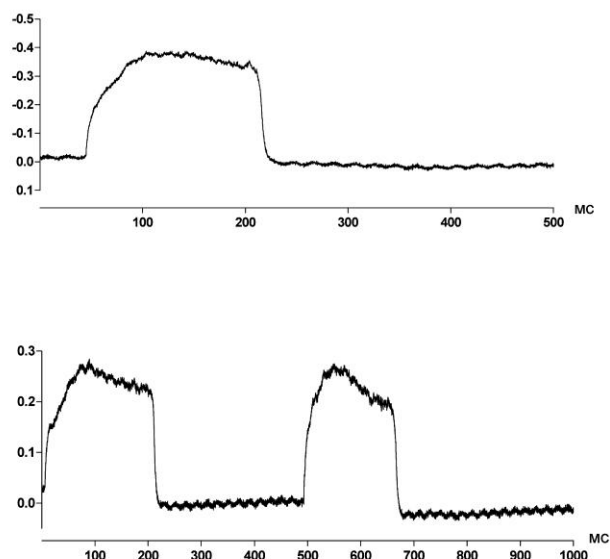


Рис. 5. Электрические разряды *Uranoscopus affilis* (SL = 152мм)

При этом второй экземпляр был крайне небольших размеров (SL=5,5 см). Для регистрации разрядов от экземпляра столь малых размеров был использован специальный небольшой бокс с морской водой и заполненным песком дном, в котором рыба могла свободно плавать и зарываться в песок, находясь при этом в достаточной близости от регистрирующих электродов. Находящийся в боксе *U.affinis*. проявлял типичные для взрослых звездочетов особенности поведения: активно плавал и периодически зарывался в песок, после чего электрические разряды легко и в неограниченном количестве вызывались легкими прикосновениями палочки к песку в области окончания хвостового плавника. При этом рыба оставалась абсолютно неподвижной, а поскольку электроды располагались достаточно к ней близко, то качество записей оказались вполне удовлетворительными (Рис. 6).

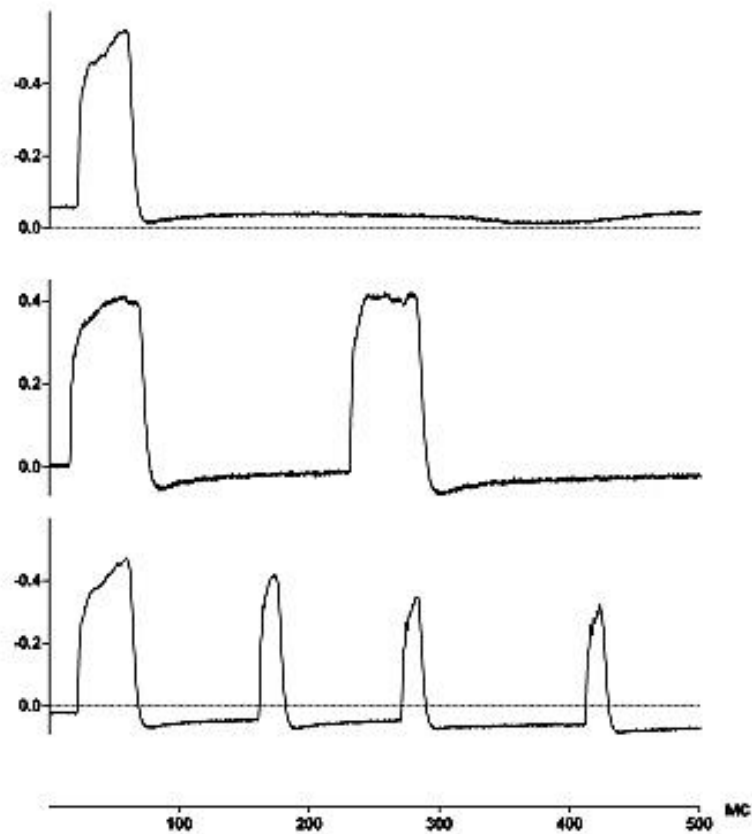


Рис. 6. Электрические разряды *Uranoscopus affilis* (SL = 55мм).

1.2.2. Электрофизиология

1.2.2.1. Запуск электрических разрядов *Uranoscopus bicinctus*. электростимуляцией нейронных структур в головном мозге.

Как показали эксперименты, электрические разряды звездочета можно вызвать в некоторых случаях (но не всегда) тактильным разрядом. (см. выше). Однако, поскольку изучение характеристик генерируемых разрядов и построение картины поля требует известной стабильности и воспроизводимости электрических реакций, потребовалась разработка метода получения стандартного запуска электрических разрядов.

Для этой цели наиболее подходящим оказался метод электростимуляции различных отделов центральной нервной системы звездочета. Для раздражения использовали либо биполярные вольфрамовые электроды диаметром около 40 микрон, изолированные лаком, либо концентрические платино-иридиевые электроды фирмы *Microprobe* с

диаметром кончика 5 мкм и сопротивлением 100 кОм. Для наркоза использовали трикаин (MS 222) в соответствии со следующей процедурой: животное помещалось в 3-х литровую емкость с морской водой, в которой был разведен трикаин в концентрации 15 мг/л (средняя доза, рекомендуемая для краткосрочной наркотизации рыб при их перевозке). После 15 минутной наркотизации (рыба обездвижена, но жаберный аппарат продолжал работать) рыба переносилась в экспериментальный бассейн, где закреплялась в специальном держателе для хирургической операции по вскрытию головного мозга и последующего его зондирования микроэлектродом в поисках электромоторного ядра.

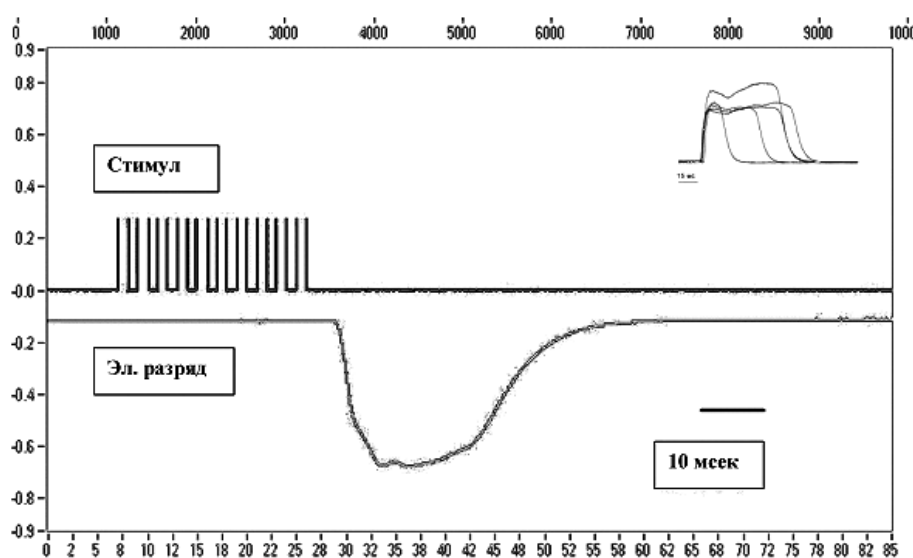


Рис. 7. Запуск электрических разрядов при микроэлектродной электростимуляции продолговатого мозга. Вверху справа – серия наложений электрических разрядов при механической стимуляции. Модифицированный снимок экрана монитора.

На рис. 7 представлена оциллограмма колебаний электрического поля вблизи звездочета в ответ на электрическое раздражение медиальной зоны продолговатого мозга. Как видно из рисунка, вызываемые электростимуляцией разряды полностью идентичны таковым, возникающим при механической стимуляции. В последующих экспериментах оказалось, что эти разряды можно вызвать локальным раздражением

среднего мозга, мозжечка, продолговатого мозга и спинного мозга на разных уровнях. Было обнаружено, однако, что электрические разряды в ответ на локальную стимуляцию мозжечка и среднего мозга возникают не всегда и с большой вариабельностью латентности. Точки раздражения, стимуляция которых дает стабильные разряды с неизменной латентностью, обнаружены в медиальной части дна IV желудочка продолговатого мозга - *medulla oblongata*. Основное количество опытов было поставлено с использованием стимуляции именно этой зоны.

В ответ на залп электрических импульсов (длительностью 20-200 мс), заполненный 1мс импульсами, разряд возникает, как правило, с определенной латентностью без заметных мышечных сокращений.

1.2.2.2. Зависимость длительности разряда от продолжительности серии стимулирующих импульсов

Использование данной методики, обеспечивающей хорошую воспроизводимость результатов, позволило выполнить серию экспериментов по исследованию зависимости продолжительности вызываемого электрического разряда от длительности стимулирующего залпа. Дело в том, что для всех изученных к настоящему времени слабозлектрических рыб с монополярным характером разрядов предполагается, что их «затягивание» до десятков миллисекунд обеспечивается не одиночной командой, а сериями командных нервных импульсов из электромоторного ядра в мозге к исполнительной системе - электрическому органу [1,13,19]. Для слабозлектрических рыб с полифазными разрядами это не так: паттерн разряда определяется исключительно «конструкцией» электрического органа. В связи с вышесказанным попытка исследования зависимости продолжительности монополярных разрядов у *U. bicinctus* от длительности запускающих залпов представлялась нам актуальной.

Особенности методики при проведении экспериментов данной серии состояли в следующем. После обнаружения «точки» в продолговатом мозге звездочета, электростимуляция которой вызывала четкие электрические разряды, проводились последовательные их записи в память компьютера. Синхронно с этим записывались все параметры микроstimуляции – амплитуда раздражения, длительность «пачки», скважность. Как правило, использовали пачку, состоящую из прямоугольных импульсов длительностью 1 мсек при скважности 2. Последовательно изменяя только один параметр – длительность пачки, проводили серию экспериментов.

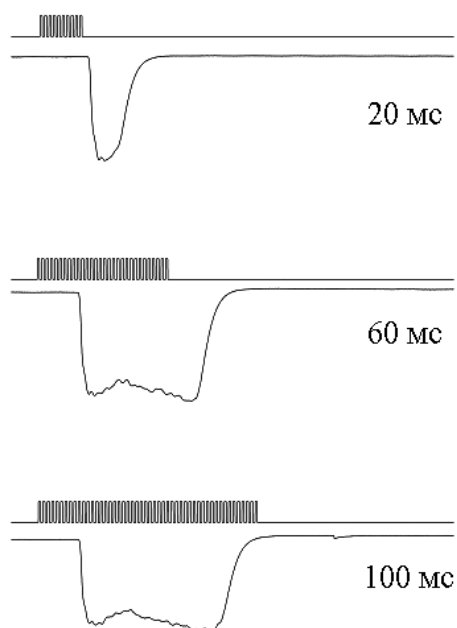


Рис. 8. Зависимость продолжительности разряда *Uranoscopus bicintus* от длительности стимулирующего залпа импульсов.

На рис. 8 представлены результаты только для значений длительностей пачек 20, 60 и 100 мсек, хотя в экспериментах были накоплены данные для последующего анализа при большем количестве разных длительностей стимула.. Как видно из приведенных осциллограмм, действительно, «затягивание» разряда пропорционально поступающему из

электромоторного центра командных импульсов, с чем, по-видимому, и связана наблюдаемая вариабельность длительности разрядов при механическом раздражении.

Анализ серий экспериментов с варьированием длительностей стимулирующей «пачки» показал, что, действительно, разряд электрического органа «затягивается» в зависимости от количества поступающих из командного центра импульсов.

1.2.2.3. Картина распределения потенциалов вблизи тела *U. bicinctus* при разряде.

Используемая электрофизиологическая методика позволила также исследовать картину возникающего при разряде электрического поля вокруг тела рыбы. Конечно, более четкая картина могла бы быть получена в условиях достаточно большого бассейна, с тем, чтобы его границы не сильно искажали распределение силовых линий. Однако и в наших условиях было возможно оценить распределение потенциалов вблизи поверхности звездочета, передвигая один из регистрирующих электродов в различные точки и записывая сигнал в память компьютера. В этом случае для каждой исследуемой точки производился 5-кратный запуск разряда из электромоторной зоны, а при анализе определялось среднее значение амплитуды (Рис. 1) При этом стабильность запуска обеспечивала крайне незначительный разброс амплитуд. Следует отметить, что используемая методика исследования картины поля при разряде *U. bicinctus* не позволяет количественно оценить распределение потенциалов вблизи тела звездочета. Тем не менее, совершенно очевидной становится картина дипольного происхождения источника разрядов. Примерно в районе точки «5» происходит резкая перемена полярности генерируемого поля: хвостовая часть рыбы при разряде электроположительна, в то время как область головы – электроотрицательна.

1.3. Обсуждение.

В настоящее время общепризнанным считается мнение, что электрические органы рыб развивались в эволюции полифилетически (независимо) у ряда представителей двух групп пластинчатожаберных (*Torpedinidae*, *Raiidae*), четырех групп костистых: всех видов в отряде *Mormyriiformes* (Африка), подотряде карпообразных *Gymnotoidei* (Южная Америка), у морских окунеобразных из семейства *Uranoscopidae* [30] и, как недавно обнаружено, у многих сомообразных отряда *Siluriformes*, помимо ранее известного электрического сома [8,13,15,16,19,27]. К основным проблемам, касающимся электрических органов рыб относятся две: их эволюционное происхождение и функциональное назначение электрических разрядов. Первая из них интенсивно исследуется и обсуждается с привлечением современных онтогенетических методов, сравнительного анализа митохондриальных последовательностей ДНК и т.п. [10,28]. Что касается функционального предназначения электрических разрядов, то здесь, несмотря на огромное количество накопленных экспериментальных данных, картина еще далека от полного завершения. Так, если для рыб сильноэлектрических (сом *Malapterurus*, скаты *Torpedo*, угорь *Electrophorus* киллерные и электрооборонительные функции их разрядов известны с глубокой древности, а электролокационное и электрокоммуникационное поведение слабоэлектрических рыб отряда *Mormyriiformes* и подотряда *Gymnotoidei* исследовано исключительно многосторонне [39], то объяснение предназначения обнаруженных в последние годы у представителей некоторых сомообразных (*Siluriformes*) слабых электрических разрядов, находится пока на уровне гипотез. Так, в группе слабоэлектрических сомов рода *Synodontis*, обнаружено значительное число видов, представители которых, генерируют разряды в моменты парного агрессивно-оборонительного поведения [14,16]. Аналогичная ситуация наблюдается также и у некоторых других сомообразных (клариевые сомы) [4,13,15], силуриды [8,19]. Известно, что для всех упомянутых сомовых характерна чрезвычайно высокая электрочувствительность, обеспечиваемая сетью ампулированных электрорецепторов,

плотно покрывающих поверхность тела этих рыб [21]. Для большинства изученных слабоэлектрических сомообразных характерным является *монофазность* или низкочастотность (по спектру) генерируемых ими электрических разрядов. А ведь именно этот диапазон характеризуется наилучшей чувствительностью электрорецепторов. В связи с этим авторами этих работ высказано предположение о сигнальном предназначении генерируемых разрядов, основная идея которого состоит в том, при агрессивно-оборонительных взаимодействиях сомов мощность генерируемых ими сигналов вполне достаточна для того, чтобы «оглушать» электрорецептивную систему противника, дезориентируя его.

Как видно из представленных выше данных, электрические разряды у впервые исследованных двух представителей семейства *Uranoscopidae* монополярны. Направленность силовых линий электрического поля при разряде звездочетов – постериорно-антериорная («плюс» на хвостовой части тела), в отличие от представителя того же семейства – *Astroscopus*, у которого она дорсо-вентральная («плюс» на вентральной стороне). Анатомические, физиологические и эмбриологические данные указывают на то, что электрические сигналы монофазного типа – наиболее примитивная форма специализированных электрогенераторных систем [3,36].

Вопрос о биологическом значении монофазных электрических разрядов звездочетов рода *Uranoscopus* до настоящего времени неясен – их разряды слишком слабы, чтобы приводить к электронаркотизации жертв. Кроме того, немногочисленные данные, свидетельствующие об отсутствии у представителей этого рода электрорецепторов не позволяют предположить наличие у них электроориентационных систем, аналогичных пресноводным слабоэлектрическим видам. Существующее мнение о том, что *Uranoscopus* является «переходной» формой, в отношении биоэлектrogenеза его тканей [10,11], несомненно, требует дополнительных исследований.

У представителей двух широко изученных групп пресноводных электрических рыб, число видов, у которых разряды монополярны, крайне ограничено. Так, у Gymnotyformes Ф.Стоддарт приводит примеры монофазных разрядов у трех видов: *Electrophorus electricus*, *Gymnotus cylindricus*, *Brachyhypopomus sp* [36]. При этом первый вид – сильноэлектрический угорь является электрорецептивным хищником и использует слабые монофазные электрические разряды для электролокации, а сильноэлектрические – для защиты и охоты. Второй вид имеет двух потенциальных электросенсорных преследователей – электрического угря и больших сомов - пимелоидов. Третий – небольшой беззащитный *Brachyhypopomus sp* из Амазонии, района, исключительно богатого электрорецепторными хищниками. Работающие в этом районе исследователи, зондирующие водное пространство в поисках сишгалов от электрических рыб, зачастую ошибаются, принимая разряды *Brachyhypopomus sp* за разряды *Electrophorus electricus*, в связи с полным совпадением их паттернов. М. Хэйдорн [27] (M. Hagedorn, цитируется по [36]) на основании собственных исследований, проводимых на Амазонии, предположила, что *Brachyhypopomus* является бейтсианским подражателем электрического угря (мимикрия по Бейтсу - http://en.wikipedia.org/wiki/Batesian_mimicry).

Подобного рода идея была высказана несколько раньше в отношении электрических разрядов средиземноморского звездочета *Uranoscopus scaber* (Uranoscopidae). Длительные видеонаблюдения за поведением этих звездочетов с синхронной записью их электрических разрядов показали, что они возникают продолжительными сериями каждый раз, когда над зарывшимся в песок звездочетом проплывает скат *Raja clavata* (Барон, 1982). Представители Uranoscopidae не имеют электрорецепторов и обитают в одном сообществе со скатами Rajidae. У этих последних имеются не только ампулированные электрорецепторы, но также и электрические органы, генерирующие монофазные слабые электрические разряды при агонистических контактах с другими особями [20,34]. Можно предполагать, что в эволюции у звездочетов выработалась позитивная адаптация – их электрические разряды, сходные по

параметрам с разрядами скатов, способны сигнализировать электрорецепторным хищникам о занятой «посадочной площадке» на грунте («электромимикрия»,[12]).

2. Индуктивное сопротивление крыла при гармоническом угле атаки.

В работе [9] сформулирована постановка задачи об индуктивном сопротивлении жесткого крыла и получены общие выражения для составляющих коэффициентов тяги и мощности, содержащих индуктивное сопротивление. Приведем эти выражения

$$C_{T5} = -\frac{2\pi}{U_0^2} \left(\begin{array}{l} \overline{D_1 v_{nc}^2 \cos \vartheta} + \overline{D_2 v_{nc} \omega_z \cos \vartheta} + \overline{D_3 \frac{v_{nc} \dot{\omega}_z}{U_c} \cos \vartheta} + \overline{D_4 \frac{v_{nc} \dot{v}_{nc}}{U_c} \cos \vartheta} + \overline{D_5 \frac{\dot{v}_{nc} \omega_z}{U_c} \cos \vartheta} + \\ \overline{D_6 \omega_z^2 \cos \vartheta} + \overline{D_7 \frac{\omega_z \dot{\omega}_z}{U_c} \cos \vartheta} + \overline{D_8 \frac{\dot{v}_{nc}^2}{U_c^2} \cos \vartheta} + \overline{D_9 \frac{\dot{v}_{nc} \dot{\omega}_z}{U_c^2} \cos \vartheta} + \overline{D_{10} \frac{\dot{\omega}_z^2}{U_c^2} \cos \vartheta} \end{array} \right) \quad (1)$$

и

$$C_{P6} = \frac{2\pi}{U_0^3} \left(\begin{array}{l} \overline{D_1 V_{yc} v_{nc}^2 \sin \vartheta} + \overline{D_2 V_{yc} v_{nc} \omega_z \sin \vartheta} + \overline{D_3 \frac{V_{yc} v_{nc} \dot{\omega}_z}{U_c} \sin \vartheta} + \overline{D_4 \frac{V_{yc} v_{nc} \dot{v}_{nc}}{U_c} \sin \vartheta} + \overline{D_5 \frac{V_{yc} \dot{v}_{nc} \omega_z}{U_c} \sin \vartheta} + \\ \overline{D_6 V_{yc} \omega_z^2 \sin \vartheta} + \overline{D_7 \frac{V_{yc} \omega_z \dot{\omega}_z}{U_c} \sin \vartheta} + \overline{D_8 \frac{V_{yc} \dot{v}_{nc}^2}{U_c^2} \sin \vartheta} + \overline{D_9 \frac{V_{yc} \dot{v}_{nc} \dot{\omega}_z}{U_c^2} \sin \vartheta} + \overline{D_{10} \frac{V_{yc} \dot{\omega}_z^2}{U_c^2} \sin \vartheta} \end{array} \right) \quad (2)$$

Рассмотрим случай гармонических линейных колебаний и угла атаки бесконечного крыла. В этом случае $y = y_0 \sin \omega t$ и $\alpha = \alpha_0 \cos \omega t$. (Фазовый сдвиг между линейными и угловыми колебаниями принят равным 90°). Угол атаки считается малым.

Входящие в выражения (1) и (2) переменные величины имеют вид

$$v_{nc} = \alpha_c U_c$$

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

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

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

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

Выражение (1) можно представить в виде

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

В результате усреднения по времени в каждом члене (3) получим

$$C_{T5-1} = -2\pi D_1 \frac{\overline{v_{nc}^2 \cos \vartheta}}{U_0^2} = -2\pi D_1 \frac{2\sqrt{2}(Sh_0)^2 \lambda_p^2 X^2}{(2\lambda_p^2 + 1)\sqrt{2\lambda_p^2 + 1}} J_{5-1},$$

Здесь и далее введены следующие обозначения

$$Sh_0 = \frac{\omega b}{U_0}, \lambda_p = \frac{U_0}{\omega y_0}, X = \frac{x}{b}, m^* = \frac{\rho \pi b^2}{4},$$

$$2\pi D_1 = C_{y1}^\alpha \left(1 - \frac{C_{y1}^\alpha}{2\pi} \right),$$

$$2\pi D_2 = \frac{C_{y1}^\alpha C_{y1}^{\omega_z}}{\pi} - \frac{C_{y1}^\alpha}{2} - C_{y1}^{\omega_z} + \frac{\pi}{2},$$

$$2\pi D_3 = \frac{C_{y1}^\alpha C_{y1}^{\dot{\omega}_z}}{\pi} - C_{y1}^{\dot{\omega}_z},$$

$$2\pi D_4 = \frac{2m^*}{\rho \pi b^2} C_{y1}^\alpha - \frac{C_{y1}^\alpha C_{y1}^{\dot{\alpha}}}{\pi} + C_{y1}^{\dot{\alpha}} - \frac{2m^*}{\rho b^2},$$

$$2\pi D_5 = -\frac{2m^*}{\rho \pi b^2} C_{y1}^{\omega_z} + \frac{C_{y1}^{\dot{\alpha}} C_{y1}^{\omega_z}}{\pi} + \frac{m^*}{\rho b^2} - \frac{C_{y1}^{\dot{\alpha}}}{2},$$

$$2\pi D_6 = -\frac{(C_{y1}^{\omega_z})^2}{2\pi} + \frac{C_{y1}^{\omega_z}}{2} - \frac{\pi}{8},$$

$$2\pi D_7 = -\frac{C_{y1}^{\omega_z} C_{y1}^{\dot{\omega}_z}}{\pi} + \frac{C_{y1}^{\dot{\omega}_z}}{2},$$

$$2\pi D_8 = \frac{2m^*}{\rho \pi b^2} C_{y1}^{\dot{\alpha}} - \frac{2(m^*)^2}{\rho^2 \pi b^4} - \frac{(C_{y1}^{\dot{\alpha}})^2}{2\pi},$$

$$2\pi D_9 = -\frac{2m^*}{\rho \pi b^2} C_{y1}^{\dot{\omega}_z} + \frac{C_{y1}^{\dot{\alpha}} C_{y1}^{\dot{\omega}_z}}{\pi},$$

$$2\pi D_{10} = -\frac{(C_{y1}^{\dot{\omega}_z})^2}{2\pi}.$$

$C_{y1}^\alpha, C_{y1}^{\dot{\alpha}}, C_{y1}^{\omega_z}, C_{y1}^{\dot{\omega}_z}$ - коэффициенты гидродинамических производных, b - хорда крыла.

$$J_{5-1} = \left[\begin{aligned} & \frac{\lambda_p}{(2\lambda_p^2 + 1)} J_{5-1-1} - \alpha_0 J_{5-1-2} + \frac{\alpha_0}{2(2\lambda_p^2 + 1)} J_{5-1-3} + \frac{\alpha_0^2 (2\lambda_p^2 + 1)^2}{8\lambda_p^3 (Sh_0)^2 X^2} J_{5-1-4} + \\ & + \frac{\alpha_0^2 (2\lambda_p^2 + 1)}{4\lambda_p} J_{5-1-5} + \frac{\alpha_0^3 (2\lambda_p^2 + 1)^2}{16(Sh_0)^2 \lambda_p^4 X^2} J_{5-1-6} - \frac{\alpha_0^2}{2\lambda_p} J_{5-1-7} + \frac{\alpha_0^3 (2\lambda_p^2 + 1)}{8\lambda_p^2} J_{5-1-8} \end{aligned} \right]$$

$$J_{5-1-1} = \left[\begin{aligned} & 1 + \frac{1.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{2.188}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{2.461}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{3.384}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \\ & + \frac{2.964}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} + \frac{2.795}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} + \frac{2.094}{(2\lambda_p^2 + 1)^7} + \frac{1.57}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} \end{aligned} \right],$$

$$J_{5-1-2} = \left[\begin{aligned} & 1 + \frac{0.75}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.938}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.82}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{0.923}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \\ & + \frac{0.457}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} + \frac{0.3}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} + \frac{0.16}{(2\lambda_p^2 + 1)^7} + \frac{0.075}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} \end{aligned} \right],$$

$$J_{5-1-3} = \left[0.5 + \frac{0.547}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.564}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{0.349}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} + \frac{0.157}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} \right].$$

$$J_{5-1-4} = \left[1 + \frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0234}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} - \frac{0.0146}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{0.0085}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} \right]$$

$$J_{5-1-5} = \left[1 + \frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.1875}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.1172}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{0.1025}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right]$$

$$J_{5-1-6} = \left[1.5 + \frac{0.5}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.1094}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0469}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} - \frac{0.0286}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{0.0171}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} \right]$$

$$J_{5-1-7} = \left[0.5 + \frac{0.2344}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.1538}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{0.0375}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} + \frac{0.0075}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} \right]$$

$$J_{5-1-8} = \left[0.5 + \frac{0.0469}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0171}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right]$$

$$C_{T5-2} = -2\pi D_2 \left(\frac{v_{nc} \omega_z \cos \vartheta}{U_0^2} \right) = -2\pi D_2 \frac{2\sqrt{2} (Sh_0)^2 \lambda_p^3 X}{(2\lambda_p^2 + 1)^2 \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} J_{5-2},$$

$$J_{5-2} = J_{5-1-1} - \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)}{\lambda_p} J_{5-1-2} + \frac{\alpha_0}{2\lambda_p} J_{5-1-3} - \frac{\alpha_0^2 (2\lambda_p^2 + 1)}{2\lambda_p^2} J_{5-2-4} + \frac{\alpha_0^3 (2\lambda_p^2 + 1)^2}{2\lambda_p^3} J_{5-1-8}.$$

$$J_{5-2-4} = \left[0.5 + \frac{0.1875}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.1538}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{0.0375}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} + \frac{0.0075}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} \right]$$

$$C_{T5-3} = -2\pi D_3 \frac{v_{nc} \dot{\omega}_z \cos \vartheta}{U_0^2 U_c} = -2\pi D_3 \left[-\frac{\sqrt{2} (Sh_0)^2 \alpha_0 \lambda_p^2}{(2\lambda_p^2 + 1) \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \right] J_{5-3},$$

$$J_{5-3} = \left[\begin{array}{l} J_{5-3-1} + \frac{2}{(2\lambda_p^2 + 1)} J_{5-1-3} + \frac{\alpha_0}{2\lambda_p} J_{5-3-3} + \\ + \frac{\alpha_0}{\lambda_p (2\lambda_p^2 + 1)} J_{5-3-4} + \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)}{\lambda_p} J_{5-3-5} + \frac{\alpha_0^2 (2\lambda_p^2 + 1)}{4\lambda_p^2} J_{5-3-6} \end{array} \right],$$

$$J_{5-3-1} = \left[\begin{array}{l} 1 - \frac{0.75}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.938}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.82}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{0.923}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} - \\ - \frac{0.457}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} + \frac{0.3}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} - \frac{0.16}{(2\lambda_p^2 + 1)^7} + \frac{0.075}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} \end{array} \right].$$

$$J_{5-3-3} = \left[\begin{array}{l} 1.5 - \frac{1.5}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{1.6406}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{1.6406}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{1.6869}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} - \\ - \frac{0.9131}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} + \frac{0.5628}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} - \frac{0.32}{(2\lambda_p^2 + 1)^7} + \frac{0.1423}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} \end{array} \right]$$

$$J_{5-3-4} = \left[\begin{array}{l} 0.5 - \frac{0.3125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.5469}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.41}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{0.564}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} - \\ - \frac{0.37}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} + \frac{0.3494}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} - \frac{0.2094}{(2\lambda_p^2 + 1)^7} + \frac{0.157}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} \end{array} \right]$$

$$J_{5-3-5} = \left[1 - \frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.1875}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.1172}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{0.1025}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right]$$

$$J_{5-3-6} = \left[1.5 - \frac{0.5}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.3281}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.2344}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{0.1879}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right]$$

$$C_{T5-4} = -2\pi D_4 \left(\frac{\overline{v_{nc} \dot{v}_{nc} \cos \mathcal{G}}}{U_0^2 U_c} \right) = -2\pi D_4 \left[-\frac{\sqrt{2} (Sh_0)^2 \alpha_0 \lambda_p^2 X}{(2\lambda_p^2 + 1) \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \right] J_{5-4},$$

$$J_{5-4} = \left[J_{5-4-1} + \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)}{2\lambda_p} J_{5-4-2} + \frac{\alpha_0}{2\lambda_p} J_{5-4-3} + \frac{\alpha_0^2 (2\lambda_p^2 + 1)}{4\lambda_p^2} J_{5-4-4} + \frac{\alpha_0^2}{4\lambda_p} J_{5-4-5} \right]$$

$$J_{5-4-1} = \left[-\frac{1}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{1.093}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} - \frac{0.349}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} + \frac{0.029}{(2\lambda_p^2 + 1)^7} + \frac{0.157}{(2\lambda_p^2 + 1)^9} \right].$$

$$J_{5-4-2} = \left[\frac{0.5}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.2344}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right]$$

$$J_{5-4-3} = \left[0.5 + \frac{0.2344}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.1538}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{0.0375}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} \right]$$

$$J_{5-4-4} = \left[-1.5 + \frac{0.5}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.2812}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.2344}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} - \frac{0.1704}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right]$$

$$J_{5-4-5} = \left[0.5 - \frac{0.1875}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.2344}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.1367}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{0.1538}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} - \frac{0.0571}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} + \frac{0.0375}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} \right]$$

$$C_{T5-5} = -2\pi D_5 \frac{\overline{\dot{v}_{nc} \omega_z \cos \mathcal{G}}}{U_0^2 U_c} = -2\pi D_5 \left[\frac{\sqrt{2} (Sh_0)^2 \alpha_0 \lambda_p}{(2\lambda_p^2 + 1) \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \right] J_{5-5},$$

$$J_{5-5} = \left[J_{5-1-1} + \frac{\lambda_p}{(2\lambda_p^2 + 1)} J_{5-1-3} + \frac{\alpha_0}{2\lambda_p} J_{5-1-7} - \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)}{2} J_{5-1-5} - \frac{\alpha_0^2 (2\lambda_p^2 + 1)}{4\lambda_p} J_{5-1-8} - \frac{\alpha_0}{2} J_{5-1-7} - \frac{\alpha_0^2}{4\lambda_p} J_{5-4-5} \right].$$

$$C_{T5-6} = -2\pi D_6 \overline{(\omega_z^2 \cos \vartheta)} = -2\pi D_6 \left[\frac{2\sqrt{2} (Sh_0)^2 \lambda_p^3}{(2\lambda_p^2 + 1)^2 \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \right] J_{5-6},$$

$$J_{5-6} = \left[\begin{array}{l} J_{5-1-1} - \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)}{\lambda_p} J_{5-1-2} + \frac{\alpha_0}{2\lambda_p} J_{5-1-3} - \\ - \frac{\alpha_0^2 (2\lambda_p^2 + 1)}{2\lambda_p^3} J_{5-1-7} + \frac{\alpha_0^2 (2\lambda_p^2 + 1)^2}{4\lambda_p^2} J_{5-1-5} + \frac{\alpha_0^3 (2\lambda_p^2 + 1)^2}{8\lambda_p^2} J_{5-1-8} \end{array} \right].$$

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

$$C_{T5-8} = -2\pi D_8 \overline{\left[\frac{\dot{v}_{nc}^2 \cos \vartheta}{U_0^2 U_1^2} \right]} = -2\pi D_8 \left[\frac{4\sqrt{2} (Sh_0)^4 \lambda_p^5 X^2}{(2\lambda_p^2 + 1)^3 \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \right] J_{5-8},$$

$$J_{5-8} = \left[\begin{array}{l} J_{5-8-1} + \frac{4\lambda_p}{(2\lambda_p^2 + 1)} J_{5-8-2} + \frac{4}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} J_{5-8-3} - \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)}{\lambda_p} J_{5-8-4} + \frac{2\alpha_0}{\lambda_p} J_{5-8-5} + \\ + \frac{\alpha_0}{2\lambda_p} J_{5-8-6} + \frac{2\alpha_0}{\lambda_p (2\lambda_p^2 + 1)} J_{5-8-7} + \frac{2\alpha_0}{\lambda_p (2\lambda_p^2 + 1)^2} J_{5-8-8} + \frac{\alpha_0^2}{8(Sh_0)^2 \lambda_p^4 X^2} J_{5-1-5} + \\ + \frac{\alpha_0^2 (2\lambda_p^2 + 1)^2}{4(Sh_0)^2 \lambda_p^4 X^2} J_{5-1-7} + \frac{\alpha_0^2 (2\lambda_p^2 + 1)^2}{16(Sh_0)^2 \lambda_p^6 X^2} J_{5-4-5} + \frac{\alpha_0^2 (2\lambda_p^2 + 1)^2}{2(Sh_0)^2 \lambda_p^2 X^2} J_{5-3-1} + \frac{\alpha_0^2 (2\lambda_p^2 + 1)^2}{4\lambda_p^2} J_{5-3-1} + \\ + \frac{\alpha_0^3 (2\lambda_p^2 + 1)^3}{4(Sh_0)^2 \lambda_p^5 X^2} J_{5-1-7} + \frac{\alpha_0^2 (2\lambda_p^2 + 1)^2}{8(Sh_0)^2 \lambda_p^5 X^2} J_{5-4-5} + \frac{\alpha_0^3 (2\lambda_p^2 + 1)}{16(Sh_0)^2 \lambda_p^5 X^2} J_{5-8-9} + \frac{\alpha_0^3 (2\lambda_p^2 + 1)^2}{4(Sh_0)^2 \lambda_p^3 X^2} J_{5-3-3} + \\ + \frac{\alpha_0^3 (2\lambda_p^2 + 1)^2}{8\lambda_p^3} J_{5-3-3} - \frac{\alpha_0^2 (2\lambda_p^2 + 1)}{2\lambda_p^2} J_{5-8-10} - \frac{\alpha_0^2}{\lambda_p^2} J_{5-8-11} \end{array} \right]$$

$$J_{5-8-1} = \left[\begin{array}{l} 1 - \frac{1.75}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{3.9375}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{5.4143}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{8.798}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} - \frac{10.139}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} + \\ + \frac{12.48}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} - \frac{12.25}{(2\lambda_p^2 + 1)^7} + \frac{12.58}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} - \frac{10.295}{(2\lambda_p^2 + 1)^9} + \frac{8.44}{(2\lambda_p^2 + 1)^{10}} \end{array} \right],$$

$$J_{5-8-2} = \left[0.5 + \frac{1.547}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{3.142}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{4.616}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} + \frac{5.1}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} + \frac{4.064}{(2\lambda_p^2 + 1)^{10}} \right],$$

$$J_{5-8-3} = \left[\begin{aligned} &0.5 + \frac{0.688}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{2.234}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{2.793}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{5.935}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{6.889}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} + \\ &+ \frac{11.403}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} + \frac{12.027}{(2\lambda_p^2 + 1)^7} + \frac{16.68}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} + \frac{15.17}{(2\lambda_p^2 + 1)^9} + \frac{16.64}{(2\lambda_p^2 + 1)^{10}} \end{aligned} \right],$$

$$J_{5-8-4} = \left[\begin{aligned} &1 - \frac{1.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{2.188}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{2.461}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{3.384}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} - \\ &- \frac{2.964}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} + \frac{2.795}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} - \frac{2.094}{(2\lambda_p^2 + 1)^7} + \frac{1.57}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} \end{aligned} \right],$$

$$J_{5-8-5} = \left[\begin{aligned} &0.5 + \frac{0.984}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{1.466}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{1.561}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} + \frac{1.258}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} + \frac{0.7}{(2\lambda_p^2 + 1)^{10}} \end{aligned} \right],$$

$$J_{5-8-6} = \left[\begin{aligned} &1.5 - \frac{3.5}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{6.891}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{10.829}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{16.13}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} - \frac{20.278}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} + \\ &+ \frac{23.409}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} - \frac{24.5}{(2\lambda_p^2 + 1)^7} + \frac{23.898}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} - \frac{20.59}{(2\lambda_p^2 + 1)^9} + \frac{16.176}{(2\lambda_p^2 + 1)^{10}} \end{aligned} \right],$$

$$J_{5-8-7} = \left[\begin{aligned} &0.5 - \frac{0.563}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{1.547}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{1.676}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{3.142}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} - \frac{3.192}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} + \\ &+ \frac{4.616}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} - \frac{4.241}{(2\lambda_p^2 + 1)^7} + \frac{5.103}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} - \frac{4.131}{(2\lambda_p^2 + 1)^9} + \frac{4.064}{(2\lambda_p^2 + 1)^{10}} \end{aligned} \right],$$

$$J_{5-8-8} = \left[\begin{aligned} &0.375 + \frac{1.117}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{2.226}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{3.421}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} + \frac{4.17}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} + \frac{3.56}{(2\lambda_p^2 + 1)^{10}} \end{aligned} \right].$$

$$J_{5-8-9} = \left[\begin{aligned} &0.625 - \frac{0.625}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.82}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.82}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \\ &+ \frac{0.9164}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} - \frac{0.741}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} + \frac{0.594}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} - \frac{0.4187}{(2\lambda_p^2 + 1)^7} + \frac{0.2748}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} \end{aligned} \right]$$

$$C_{T5-9} = -2\pi D_9 \left[\frac{\dot{v}_{nc} \dot{\omega}_z \cos \mathcal{G}}{U_0^2 U_c^2} \right] = -2\pi D_9 \left[\frac{4\sqrt{2} (Sh_0)^4 \lambda_p^5 X}{(2\lambda_p^2 + 1)^3 \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \right] J_{5-9},$$

$$J_{5-9} = \left[\begin{array}{l} J_{5-9-1} + \frac{4}{(2\lambda_p^2 + 1)} J_{5-9-2} - \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)}{\lambda_p} J_{5-9-3} + \frac{4}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} J_{5-9-4} - \\ - \frac{\alpha_0}{2\lambda_p} J_{5-9-5} + \frac{\alpha_0}{2\lambda_p} J_{5-9-6} + \frac{16\alpha_0}{\lambda_p (2\lambda_p^2 + 1)} J_{5-9-7} + \frac{2\alpha_0}{\lambda_p (2\lambda_p^2 + 1)^2} J_{5-9-8} - \\ - \frac{\alpha_0^2 (2\lambda_p^2 + 1)}{4\lambda_p^2} J_{5-9-9} - \frac{\alpha_0^2}{2\lambda_p^2} J_{5-9-10} + \frac{\alpha_0^2 (2\lambda_p^2 + 1)^2}{4\lambda_p^2} J_{5-3-1} + \frac{\alpha_0^3 (2\lambda_p^2 + 1)^2}{8\lambda_p^3} J_{5-3-3} \end{array} \right],$$

$$J_{5-9-1} = J_{5-8-1},$$

$$J_{5-9-2} = J_{5-8-2},$$

$$J_{5-9-3} = J_{5-8-4},$$

$$J_{5-9-4} = J_{5-8-3},$$

$$J_{5-9-5} = J_{5-8-5},$$

$$J_{5-9-6} = J_{5-8-6},$$

$$J_{5-9-7} = J_{5-8-7},$$

$$J_{5-9-8} = J_{5-8-8}.$$

$$J_{5-9-9} = \left[\begin{array}{l} 1.5 - \frac{2.5}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{3.8281}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{4.9219}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \\ + \frac{6.2036}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} - \frac{5.9277}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} + \frac{5.2414}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} - \frac{4.187}{(2\lambda_p^2 + 1)^7} + \frac{2.9831}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} \end{array} \right]$$

$$J_{5-9-10} = \left[\begin{array}{l} 0.5 - \frac{0.4375}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.9843}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.9024}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{1.4663}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} - \\ - \frac{1.2674}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} + \frac{1.5606}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} - \frac{1.2252}{(2\lambda_p^2 + 1)^7} + \frac{1.2578}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} \end{array} \right]$$

$$C_{T5-10} = -2\pi D_{10} \left[\frac{\dot{\omega}_z^2 \cos \vartheta}{U_0^2 U_c^2} \right] = -2\pi D_{10} \left[\frac{4\sqrt{2} (Sh_0)^4 \lambda_p^5}{(2\lambda_p^2 + 1)^3 \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \right] J_{5-10},$$

$$J_{5-10} = \left[\begin{array}{l} J_{5-10-1} + \frac{4}{(2\lambda_p^2 + 1)} J_{5-10-2} + \frac{4}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} J_{5-10-3} - \frac{(2\lambda_p^2 + 1)}{\lambda_p} J_{5-10-4} - \\ -2\alpha_0 J_{5-10-5} + \frac{\alpha_0}{2\lambda_p} J_{5-10-6} - \frac{2\alpha_0}{\lambda_p(2\lambda_p^2 + 1)} J_{5-10-7} + \frac{2\alpha_0}{\lambda_p(2\lambda_p^2 + 1)^2} J_{5-10-8} - \\ - \frac{\alpha_0^2(2\lambda_p^2 + 1)}{2\lambda_p^2} J_{5-9-9} - \frac{\alpha_0^2}{\lambda_p^2} J_{5-9-10} + \frac{\alpha_0^2(2\lambda_p^2 + 1)^2}{4\lambda_p^2} J_{5-3-1} + \frac{\alpha_0^3(2\lambda_p^2 + 1)^2}{8\lambda_p^3} J_{5-3-3} \end{array} \right],$$

$$J_{5-10-1} = J_{5-9-1},$$

$$J_{5-10-2} = J_{5-9-2},$$

$$J_{5-10-3} = \left[\begin{array}{l} 0.5 - \frac{0.688}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{2.234}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{2.793}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{5.935}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} - \frac{6.882}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} + \\ + \frac{9.059}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} - \frac{12.027}{(2\lambda_p^2 + 1)^7} + \frac{16.68}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} - \frac{15.17}{(2\lambda_p^2 + 1)^9} + \frac{16.644}{(2\lambda_p^2 + 1)^{10}} \end{array} \right],$$

$$J_{5-10-4} = J_{5-9-3},$$

$$J_{5-10-5} = \left[-\frac{0.438}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.902}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} - \frac{1.267}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} - \frac{1.225}{(2\lambda_p^2 + 1)^7} - \frac{0.858}{(2\lambda_p^2 + 1)^9} \right],$$

$$J_{5-10-6} = J_{5-9-6},$$

$$J_{5-10-7} = J_{5-9-7},$$

$$J_{5-10-8} = J_{5-9-8}.$$

Аналогично для коэффициентов мощности в выражении (2) получим

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

где

$$C_{p6-1} = 2\pi D_1 \left[\frac{V_{yc} v_{nc}^2 \sin \mathcal{G}}{U_0^3} \right] = 2\pi D_1 \left[\frac{\sqrt{2} (Sh_0)^2 \lambda_p X^2}{(2\lambda_p^2 + 1)^2 \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \right] I_{6-1},$$

$$I_{6-1} = \left[\begin{array}{l} I_{6-1-1} - \alpha_0 \lambda_p I_{6-1-2} + \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)}{\lambda_p} I_{6-1-3} + 2\alpha_0 \lambda_p I_{6-1-4} + \alpha_0^2 (2\lambda_p^2 + 1) I_{6-1-5} + \\ + \frac{\alpha_0^2 (2\lambda_p^2 + 1)^2}{4\lambda_p^2} I_{6-1-6} + \alpha_0^2 I_{6-1-7} - 2\alpha_0^2 \lambda_p^2 I_{6-1-8} - \alpha_0^2 (2\lambda_p^2 + 1) I_{6-1-9} \end{array} \right],$$

$$I_{6-1-1} = J_{5-1-3},$$

$$I_{6-1-2} = J_{5-1-3},$$

$$I_{6-1-3} = \left[0.5 + \frac{0.234}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.154}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{0.038}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} + \frac{0.008}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} \right],$$

$$I_{6-1-4} = J_{5-1-3}.$$

$$I_{6-1-5} = I_{6-1-3}$$

$$I_{6-1-6} = J_{5-1-8}$$

$$I_{6-1-7} = J_{5-3-4}$$

$$I_{6-1-8} = J_{5-1-3}$$

$$I_{6-1-9} = J_{5-1-7}$$

$$C_{P6-2} = 2\pi D_2 \left[\frac{V_{yc} V_{nc} \omega_z \sin \vartheta}{U_0^3} \right] = 2\pi D_2 \left[\frac{\sqrt{2} (Sh_0)^2 \alpha_0 \lambda_p^2 X}{(2\lambda_p^2 + 1)^2 \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \right] I_{6-2}$$

$$I_{6-2} = \left[\begin{array}{l} I_{6-2-1} + \frac{1}{\alpha_0 \lambda_p} I_{6-2-2} - \frac{2(2\lambda_p^2 + 1)}{\lambda_p^2} I_{6-2-3} - I_{6-2-4} + \\ + \frac{\alpha_0}{2\lambda_p} I_{6-2-5} - \alpha_0 \lambda_p I_{6-2-6} + \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)^2}{4\lambda_p^3} I_{6-2-7} \end{array} \right],$$

$$I_{6-2-1} = I_{6-1-1},$$

$$I_{6-2-2} = I_{6-1-1},$$

$$I_{6-2-3} = I_{6-1-3},$$

$$I_{6-2-4} = I_{6-1-1}.$$

$$I_{6-2-5} = J_{5-3-4}$$

$$I_{6-2-6} = J_{5-1-3}$$

$$I_{6-2-7} = J_{5-1-8}$$

$$C_{P6-3} = 2\pi D_3 \left[\frac{V_{yc} v_{nc} \dot{\omega}_z \sin \vartheta}{U_0^3 U_c} \right] = 2\pi D_3 \left[\frac{\sqrt{2} (Sh_0)^2 \alpha_0}{(2\lambda_p^2 + 1) \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \right] I_{6-3},$$

$$I_{6-3} = \left[\begin{aligned} & I_{6-3-1} - \frac{4(Sh_0)^2 \lambda_p^5 X^2}{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)^3} I_{6-3-2} + \frac{4(Sh_0)^2 \lambda_p^4 X^2}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} I_{6-3-3} + \frac{4(Sh_0)^2 \lambda_p^6 X^2}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} I_{6-3-4} + \\ & + \frac{2(Sh_0)^2 \lambda_p^4 X^2}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} I_{6-3-5} - \frac{1}{(2\lambda_p^2 + 1)} I_{6-3-6} - \frac{8(Sh_0)^2 \lambda_p^5 X^2}{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)^4} I_{6-3-7} + \frac{8(Sh_0)^2 \lambda_p^4 X^2}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} I_{6-3-8} + \\ & + \frac{8(Sh_0)^2 \lambda_p^6 X^2}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} I_{6-3-9} - \frac{4(Sh_0)^2 \lambda_p^4 X^2}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} I_{6-3-10} + \frac{2(Sh_0)^2 \lambda_p^4 X^2}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} I_{6-3-11} \end{aligned} \right],$$

$$I_{6-3-1} = -0.5J_{5-3-3}$$

$$I_{6-3-2} = J_{5-8-2},$$

$$I_{6-3-3} = J_{5-8-5},$$

$$I_{6-3-4} = J_{5-8-2},$$

$$I_{6-3-5} = J_{5-8-7},$$

$$I_{6-3-6} = J_{5-3-4}$$

$$I_{6-3-7} = J_{5-8-3},$$

$$I_{6-3-8} = \left[\begin{aligned} & 0.5 + \frac{0.563}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{1.547}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{1.676}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{3.142}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{3.192}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} + \\ & + \frac{4.616}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} + \frac{4.241}{(2\lambda_p^2 + 1)^7} + \frac{5.103}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} + \frac{4.131}{(2\lambda_p^2 + 1)^9} + \frac{4.064}{(2\lambda_p^2 + 1)^{10}} \end{aligned} \right].$$

$$I_{6-3-9} = J_{5-8-3},$$

$$I_{6-3-10} = J_{5-8-8},$$

$$I_{6-3-11} = J_{5-8-5}.$$

$$C_{P6-4} = 2\pi D_4 \left[\frac{V_{yc} v_{nc} \dot{v}_{nc} \sin \vartheta}{U_0^3 U_c} \right] = 2\pi D_4 \left[\frac{4\sqrt{2} (Sh_0)^4 \alpha_0 \lambda_p^6 X^3}{(2\lambda_p^2 + 1)^4 \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \right] I_{6-4}$$

$$I_{6-4} = \left[\begin{aligned} & \frac{(2\lambda_p^2 + 1)^3}{8(Sh_0)^2 \lambda_p^6 X^2} I_{6-4-1} - \frac{(2\lambda_p^2 + 1)^2}{8(Sh_0)^2 \lambda_p^6 X^2} I_{6-4-2} - \frac{1}{\alpha_0 \lambda_p} I_{6-4-3} + I_{6-4-4} - \frac{1}{2\lambda_p^2} I_{6-4-5} - \\ & - \frac{2}{\lambda_p \alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)} I_{6-4-6} + \frac{2}{(2\lambda_p^2 + 1)} I_{6-4-7} - \frac{1}{\lambda_p^2 (2\lambda_p^2 + 1)} I_{6-4-8} + \\ & + \frac{(2\lambda_p^2 + 1)}{2\lambda_p^2} I_{6-4-9} + \frac{(2\lambda_p^2 + 1)}{\lambda_p^2} I_{6-4-10} + \frac{2}{\lambda_p^2} I_{6-4-11} - \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)^4}{16(Sh_0)^2 \lambda_p^7 X^2} I_{6-4-12} - \\ & - \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)^3}{16(Sh_0)^2 \lambda_p^7 X^2} I_{6-4-13} - \frac{(2\lambda_p^2 + 1)^3}{8(Sh_0)^2 \lambda_p^6 X^2} I_{6-4-14} + \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)^4}{16(Sh_0)^2 \lambda_p^7 X^2} I_{6-4-15} + \\ & + \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)^3}{4(Sh_0)^2 \lambda_p^5 X^2} I_{6-4-16} + \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)^2}{4(Sh_0)^2 \lambda_p^5 X^2} I_{6-4-17} - \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)^2}{2\lambda_p^3 X^2} I_{6-4-18} - \\ & - \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)^2}{4\lambda_p^3} I_{6-4-19} - \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)}{2\lambda_p^3} I_{6-4-20} \end{aligned} \right]$$

$$I_{6-4-1} = I_{6-1-3},$$

$$I_{6-4-2} = I_{6-3-6},$$

$$I_{6-4-3} = J_{5-8-2},$$

$$I_{6-4-4} = J_{5-8-2},$$

$$I_{6-4-5} = J_{5-8-7},$$

$$I_{6-4-6} = J_{5-8-3},$$

$$I_{6-4-7} = J_{5-8-3},$$

$$I_{6-4-8} = J_{5-8-8},$$

$$I_{6-4-9} = J_{5-8-5},$$

$$I_{6-4-10} = J_{5-8-5},$$

$$I_{6-4-11} = I_{6-3-8},$$

$$I_{6-4-12} = J_{5-1-8}$$

$$I_{6-4-13} = J_{5-4-5}$$

$$I_{6-4-14} = I_{6-3-1}$$

$$I_{6-4-15} = J_{5-3-6}$$

$$I_{6-4-16} = I_{6-3-1}$$

$$I_{6-4-17} = I_{6-3-6}$$

$$I_{6-4-18} = J_{5-1-3}$$

$$I_{6-4-19} = J_{5-1-3}$$

$$I_{6-4-20} = I_{6-8-6}$$

$$C_{P6-5} = 2\pi D_5 \left[\frac{V_{yc} \dot{v}_{nc} \omega_z \sin \vartheta}{U_0^3 U_c} \right] = 2\pi D_5 \left[\frac{4\sqrt{2} (Sh_0)^4 \alpha_0 \lambda_p^6 X^2}{(2\lambda_p^2 + 1)^4 \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \right] I_{6-5},$$

$$I_{6-5} = \left[\begin{aligned} & \frac{(2\lambda_p^2 + 1)^3}{8(Sh_0)^2 \lambda_p^6 X^2} I_{6-5-1} + \frac{(2\lambda_p^2 + 1)^2}{8(Sh_0)^2 \lambda_p^6 X^2} I_{6-5-2} + \frac{1}{\alpha_0 \lambda_p} I_{6-5-3} - \frac{2}{\lambda_p (2\lambda_p^2 + 1)} I_{6-5-4} + \\ & + I_{6-5-5} + \frac{2}{(2\lambda_p^2 + 1)} I_{6-5-6} + \frac{1}{2\lambda_p^2} I_{6-5-7} - \frac{1}{\lambda_p^2 (2\lambda_p^2 + 1)} I_{6-5-8} + \frac{(2\lambda_p^2 + 1)}{2\lambda_p^2} I_{6-5-9} + \\ & + \frac{1}{\lambda_p^2} I_{6-5-10} - \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)^3}{16(Sh_0)^2 \lambda_p^7 X^2} I_{6-5-11} - \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)^2}{8(Sh_0)^2 \lambda_p^5 X^2} I_{6-5-12} - \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)^3}{8(Sh_0)^2 \lambda_p^5 X^2} I_{6-5-13} - \\ & - \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)^4}{16(Sh_0)^2 \lambda_p^7 X^2} I_{6-5-14} - \frac{3\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)^2}{4\lambda_p^3} I_{6-5-15} \end{aligned} \right],$$

$$I_{6-5-1} = I_{6-1-3},$$

$$I_{6-5-2} = I_{6-3-6},$$

$$I_{6-5-3} = J_{5-8-2},$$

$$I_{6-5-4} = J_{5-8-3},$$

$$I_{6-5-5} = J_{5-8-2},$$

$$I_{6-5-6} = J_{5-8-3},$$

$$I_{6-5-7} = J_{5-8-7},$$

$$I_{6-5-8} = J_{5-8-8},$$

$$I_{6-5-9} = J_{5-8-5},$$

$$I_{6-5-10} = I_{6-3-8},$$

$$I_{6-5-11} = J_{5-4-5},$$

$$I_{6-5-12} = J_{5-3-4},$$

$$I_{6-5-13} = I_{6-1-3},$$

$$I_{6-5-14} = J_{5-1-8},$$

$$I_{6-5-15} = J_{5-1-3}.$$

$$C_{P6-6} = 2\pi D_6 \left[\frac{V_{yc} \omega_z^2 \sin \mathcal{G}}{U_0^3} \right] = 2\pi D_6 \left[\frac{\sqrt{2} (Sh_0)^2 \lambda_p}{(2\lambda_p^2 + 1)^2 \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \right] I_{6-6},$$

$$I_{6-6} = \left[I_{6-6-1} - \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)}{\lambda_p} I_{6-6-2} - \alpha_0 \lambda_p I_{6-6-3} \right],$$

$$I_{6-6-1} = J_{5-1-3},$$

$$I_{6-6-2} = I_{6-1-3},$$

$$I_{6-6-3} = J_{5-1-3}.$$

$$C_{P6-7} = 2\pi D_7 \left[\frac{V_{yc} \omega_z \dot{\omega}_z \sin \mathcal{G}}{U_0^3 U_c} \right] = 2\pi D_7 \left[\frac{4\sqrt{2} (Sh_0)^4 \lambda_p^5 X}{(2\lambda_p^2 + 1)^4 \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \right] I_{6-7},$$

$$I_{6-7} = \left[\begin{aligned} & -I_{6-7-1} + \frac{\alpha_0}{2\lambda_p} I_{6-7-2} + \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)}{\lambda_p} I_{6-7-3} - \frac{4}{(2\lambda_p^2 + 1)} I_{6-7-4} - \frac{\alpha_0}{\lambda_p (2\lambda_p^2 + 1)} I_{6-7-5} + \\ & + \frac{2\alpha_0}{\lambda_p} I_{6-7-6} + \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)}{2\lambda_p} I_{6-7-7} + \alpha_0 \lambda_p I_{6-7-8} + \frac{2\alpha_0 \lambda_p}{(2\lambda_p^2 + 1)} I_{6-7-9} \end{aligned} \right],$$

$$I_{6-7-1} = J_{5-8-2},$$

$$I_{6-7-2} = J_{5-8-7},$$

$$I_{6-7-3} = J_{5-8-5},$$

$$I_{6-7-4} = \left[0.5 + \frac{2.234}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{5.935}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{11.403}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} + \frac{16.68}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} + \frac{16.64}{(2\lambda_p^2 + 1)^{10}} \right],$$

$$I_{6-7-5} = J_{5-8-8},$$

$$I_{6-7-6} = J_{5-8-3},$$

$$I_{6-7-7} = J_{5-8-5},$$

$$I_{6-7-8} = J_{5-8-2},$$

$$I_{6-7-9} = J_{5-8-3}.$$

$$C_{P6-8} = 2\pi D_8 \left[\frac{V_{yc} \dot{\gamma}_{nc}^2 \sin \mathcal{G}}{U_0^3 U_c^2} \right] = 2\pi D_8 \left[\frac{4\sqrt{2} (Sh_0)^4 \alpha_0 \lambda_p^4 X^2}{(2\lambda_p^2 + 1)^3 \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \right] I_{6-8},$$

$$I_{6-8} = \left[\begin{array}{l} I_{6-8-1} + \frac{1}{(2\lambda_p^2 + 1)} I_{6-8-2} + \frac{8\lambda_p^2}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} I_{6-8-3} - \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)}{\lambda_p} I_{6-8-4} - \\ - \frac{2\alpha_0}{\lambda_p} I_{6-8-5} - \frac{4\alpha_0 \lambda_p}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} I_{6-8-6} - \alpha_0 \lambda_p I_{6-8-7} - \frac{4\alpha_0 \lambda_p}{(2\lambda_p^2 + 1)} I_{6-8-8} \end{array} \right],$$

$$I_{6-8-1} = J_{5-8-6},$$

$$I_{6-8-2} = J_{5-8-7},$$

$$I_{6-8-3} = J_{5-8-8},$$

$$I_{6-8-4} = \left[\begin{array}{l} 1.5 - \frac{2.5}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{3.829}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{4.922}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{6.204}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} - \\ - \frac{5.928}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} + \frac{5.241}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} - \frac{4.187}{(2\lambda_p^2 + 1)^7} + \frac{2.983}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} \end{array} \right],$$

$$I_{6-8-5} = \left[\begin{array}{l} 0.5 - \frac{0.438}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.984}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.902}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{1.466}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} - \frac{1.267}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} + \\ + \frac{1.561}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} - \frac{1.225}{(2\lambda_p^2 + 1)^7} + \frac{1.258}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} - \frac{0.858}{(2\lambda_p^2 + 1)^9} + \frac{0.553}{(2\lambda_p^2 + 1)^{10}} \end{array} \right],$$

$$I_{6-8-6} = J_{5-8-8},$$

$$I_{6-8-7} = J_{5-8-6},$$

$$I_{6-8-8} = J_{5-8-7},$$

$$C_{P6-9} = 2\pi D_9 \left[\frac{V_{yc} \dot{\omega}_z \sin \mathcal{G}}{U_0^3 U_c^2} \right] = 2\pi D_9 \left[\frac{2\sqrt{2} (Sh_0)^4 \lambda_p^3 X}{(2\lambda_p^2 + 1)^3 \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \right] I_{6-9},$$

$$I_{6-9} = \left[\begin{array}{l} I_{6-9-1} + \frac{4}{(2\lambda_p^2 + 1)} I_{6-9-2} + \frac{4}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} I_{6-9-3} - \\ -\alpha_0 \lambda_p I_{6-9-4} - \frac{5\alpha_0 \lambda_p}{(2\lambda_p^2 + 1)} I_{6-9-5} - \frac{6\alpha_0 \lambda_p}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} I_{6-9-6} - \alpha_0 \lambda_p I_{6-9-7} \end{array} \right],$$

$$I_{6-9-1} = J_{5-8-6},$$

$$I_{6-9-2} = J_{5-8-7},$$

$$I_{6-9-3} = J_{5-8-8},$$

$$I_{6-9-4} = J_{5-8-5},$$

$$I_{6-9-5} = J_{5-8-7},$$

$$I_{6-9-7} = J_{5-8-6},$$

$$C_{P6-10} = 2\pi D_{10} \left[\frac{V_{yc} \dot{\omega}_z \sin \mathcal{G}}{U_0^3 U_c^2} \right] = 2\pi D_{10} \left[\frac{2\sqrt{2} (Sh_0)^4 \lambda_p^3}{(2\lambda_p^2 + 1)^3 \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \right] I_{6-10},$$

$$I_{6-10} = \left[\begin{array}{l} I_{6-10-1} + \frac{4}{(2\lambda_p^2 + 1)} I_{6-10-2} + \frac{4}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} I_{6-10-3} - \frac{\alpha_0 (2\lambda_p^2 + 1)}{\lambda_p} I_{6-10-4} - \\ - \frac{2\alpha_0}{\lambda_p} I_{6-10-5} - \alpha_0 \lambda_p I_{6-10-6} - \frac{4\alpha_0 \lambda_p}{(2\lambda_p^2 + 1)} I_{6-10-7} - \frac{4\alpha_0 \lambda_p}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} I_{6-10-8} + \\ + \frac{\alpha_0^2 (2\lambda_p^2 + 1)^2}{4\lambda_p} I_{6-10-9} + \alpha_0^2 (2\lambda_p^2 + 1) I_{6-10-10} + 2\alpha_0^2 \lambda_p^4 I_{6-10-11} - \frac{\alpha_0^3 (2\lambda_p^2 + 1)^2}{4\lambda_p} I_{6-10-12} \end{array} \right],$$

$$I_{6-10-1} = J_{5-8-6},$$

$$I_{6-10-2} = J_{5-8-7},$$

$$I_{6-10-3} = J_{5-8-8},$$

$$I_{6-10-4} = I_{6-8-5},$$

$$I_{6-10-5} = I_{6-8-6},$$

$$I_{6-10-6} = J_{5-8-6},$$

$$I_{6-10-7} = J_{5-8-7},$$

$$I_{6-10-8} = J_{5-8-8},$$

$$I_{6-10-9} = I_{6-3-1},$$

$$I_{6-10-10} = I_{6-8-5},$$

$$I_{6-10-11} = \left[\begin{array}{l} 0.5 + \frac{0.4375}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.9844}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.9024}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{1.4663}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \\ + \frac{1.2674}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} + \frac{1.5606}{(2\lambda_p^2 + 1)^6} + \frac{1.2252}{(2\lambda_p^2 + 1)^7} + \frac{1.2578}{(2\lambda_p^2 + 1)^8} \end{array} \right],$$

$$I_{6-10-12} = I_{6-3-1}.$$

Для чисто линейных и угловых колебаний будем иметь:

Для линейных колебаний ($\mathcal{G} = 0$)

$$C_{T5-1} = -2\pi D_1 \left(\frac{1}{2\lambda_p^2} \right),$$

$$C_{T5-2} = C_{T5-3} = C_{T5-4} = C_{T5-5} = C_{T5-6} = C_{T5-7} = C_{T5-9} = C_{T510} = 0,$$

$$C_{T5-8} = -2\pi D_8 \left\{ \frac{1}{(2\lambda_p^2 + 1)} \left[1 + \frac{0.5}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.5}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.375}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{0.17}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} + \frac{0.073}{(2\lambda_p^2 + 1)^5} \right] \right\},$$

$$C_{P6} = 0.$$

Для угловых колебаний ($\lambda_p = \infty$)

$$C_{T5-1} = -2\pi D_1 \frac{\overline{v_{nc}^2 \cos \vartheta}}{U_0^2} = -2\pi D_1 \frac{\alpha_0^2}{2} \left[1 + (Sh_0)^2 X^2 \right],$$

$$C_{T5-2} = 0,$$

$$C_{T5-3} = -2\pi D_3 \left[-(Sh_0)^2 \alpha_0^2 \right],$$

$$C_{T5-4} = 0,$$

$$C_{T5-5} = -2\pi D_5 \left[-\frac{(Sh_0)^2 \alpha_0^2}{2} \right],$$

$$C_{T5-6} = -2\pi D_6 (Sh_0)^2 \frac{\alpha_0^2}{2} \left[1 + \frac{\alpha_0}{4} \right],$$

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

$$C_{T5-8} = -2\pi D_8 (Sh_0)^2 \alpha_0^2 \left[2 + (Sh_0)^2 X^2 \right],$$

$$C_{T5-9} = -2\pi D_9 \left[(Sh_0)^4 \alpha_0^2 X \right],$$

$$C_{T5-10} = -2\pi D_{10} \left[(Sh_0)^4 \alpha_0^2 \right],$$

$$C_{P6-1} = C_{P6-2} = C_{P6-3} = C_{P6-4} = C_{P6-5} = C_{P6-6} = C_{P6-7} = C_{P6-8} = C_{P6-9} = 0$$

$$C_{P6-10} = 2\pi D_{10} \left[2(Sh_0)^4 \alpha_0^2 \right],$$

Полученные формулы могут быть использованы при проектировании плавниковых движителей.

3 Влияние интенсивного шума на слуховые пороги дельфинов

3.1 Постановка задачи

Негативное влияние шумов антропогенного характера на физиологию и поведение морских млекопитающих в последние годы стало одной из «горячих» проблем. В частности, особое внимание уделяется влиянию шумов на слух морских млекопитающих, в особенности китообразных. Высокочувствительная и высокочастотная слуховая система китообразных может быть очень уязвима шумовыми воздействиями.

Среди многочисленных эффектов влияния шума на слух китообразных наибольшее внимание уделяется необратимому или обратимому (временному) снижению чувствительности, которое проявляется в постоянном или временном повышении слуховых порогов (соответственно, ППП и ВПП). Основное значение для оценки воздействия шумов на слух китообразных, естественно, имеют условия возникновения ППП. Однако эффект ППП практически не исследуются экспериментально, поскольку преднамеренные воздействия, создающие ППП, противоречат принципам биоэтики. Поэтому основное внимание уделяется экспериментальному исследованию ВПП, исходя из предположения, что знание условий возникновения ВПП позволит прогнозировать условия возникновения ППП.

Хотя исследования в этой области ведутся очень активно, вся картина воздействия шумов на слух китообразных далеко не ясна. Причина в том, что эффекты ППП и ВПП зависят от очень многих факторов, в частности –

- частоты измерения порога,

- частотной полосы воздействующего шума,
- уровня воздействующего шума,
- времени воздействия шума,
- времени после окончания воздействия,
- непрерывного или прерывистого характера воздействия,
- вида животного, его пола, возраста.

Каждый из перечисленных факторов может варьировать в достаточно широком диапазоне значений, общее количество возможных комбинаций разных значений всех этих факторов огромно и не может быть исследовано в рамках какой-то одной работы или серии работ. Поэтому общая картина создается постепенным накоплением фактов, поучаемых разными исследователями [22-26,29,31-33,35].

Многие аспекты проблемы до сих пор остаются малоисследованными. В частности, большинство из перечисленных выше работ не были исследованы кратковременные эффекты ВПП и раннее восстановление порогов после ВПП. В основном это связано с тем, что использованные методы измерения слуховых порогов были достаточно медленными (каждое определение порога занимало от нескольких минут до десятков минут), что не позволяло проследить быстрые изменения порогов. Это обстоятельство существенно ограничивает знание условий возникновения ВПП, в том числе потому, что прослеживание кратковременных изменений порогов позволяет использовать в экспериментах меньшие уровни воздействующего шума, минимизируя тем самым возможность повреждения слуховой системы экспериментальных животных.

Поэтому в данном исследовании основное внимание обращено на разработку методов быстрого экспресс-определения слуховых порогов у китообразных, которые позволили бы проследить динамику измерения порогов как минимум в минутном диапазоне.

3.2 Методика экспресс-определения слуховых порогов у китообразных

Разработанная технология экспресс-определения слуховых порогов у китообразных основана на применении электрофизиологического метода исследования (неинвазивная регистрация слуховых вызванных потенциалов, СВП). Этот метод показал высокую эффективность для исследования характеристик слуха китообразных, так как, в отличие от классического поведенческого метода, он не требует предварительной длительной дрессировки животного и намного более оперативен [38].

В предшествующих работах для определения слуховых порогов электрофизиологическим методом в основном использовались два типа тестовых звуковых сигналов:

1. Короткий звуковой щелчок или короткая тональная посылка. Такой стимул вызывает однократный СВП.

2. Тон, синусоидально модулированный по амплитуде. Такой стимул вызывает ритмический электрофизиологический ответ с частотой, равной частоте модуляции (в исследованиях на китообразных обычно применяются частоты модуляции 600-1000 Гц). Преимущество такого способа стимуляции состоит в том, что ритмическая реакция может быть проанализирована методом Фурье-преобразования, и пик полученного частотного спектра, соответствующий частоте модуляции, является чувствительным индикатором наличия реакции, даже если она возникает на фоне относительно большого шума. Однако неудобство этой формы стимула состоит в том, что синусоидально-модулированный сигнал, имеющий относительно узкую частотную полосу, вызывает реакцию очень низкой амплитуды (поскольку воздействует только на узкий участок Кортиева органа), так что реакция может быть трудно детектируема даже после Фурье-преобразования.

Во всех случаях для выявления электрофизиологической реакции на стимул требуется процедура синхронного усреднения, чтобы выделить слабый сигнал из фонового шума. Как правило, требуется накопление от нескольких сотен до тысяч реакций, что, даже

при относительно высоком темпе предъявления стимулов (десятки в секунду) требует времени до нескольких минут. Поскольку для определения порога требуется зарегистрировать реакцию (или ее отсутствие) при нескольких уровнях стимула, вся процедура может быть достаточно продолжительной. Поэтому для экспресс-определения порогов необходимы стимулы высокой эффективности, позволяющие детектировать электрофизиологическую реакцию при малом числе накоплений.

Для ускоренного определения слуховых порогов в данном исследовании применены тестовые стимулы, характеризующиеся повышенной эффективностью (Supin, Popov, 2007). Такими стимулами были ритмические серии коротких тональных посылок, следующих с частотой 1000 Гц (рис. 1). Каждая тональная посылка, независимо от несущей частоты, содержала всего 8 периодов с огибающей в виде одного периода косинусоиды. Частотный спектр такого сигнала имел ширину 0.25 октавы на уровне -3 дБ и 0.6 октавы на уровне -20 дБ, его эквивалентная прямоугольная полоса составляла 0.32 октавы. Такая спектральная полоса была достаточно широкой, чтобы обеспечить высокую эффективность стимула для вызова ритмической электрофизиологической реакции. В то же время, полоса была достаточно узкой, чтобы результаты измерения порогов могли быть отнесены к определенной тестовой частоте с допуском не больше 0.25 октавы.

Высокая эффективность примененных стимулов продемонстрирована на рис. 9, где приведены реакции на стимулы понижающейся интенсивности и возможность определения порога. Приведены зарегистрированные реакции (рис. 9А) и их частотные спектры (рис. 9Б). На частотных спектрах хорошо выделяется пик на частоте 1 кГц – частоте следования тональных посылок. Наличие такого пика на общем спектральном фоне свидетельствует о наличии реакции. Реакции на надпороговые стимулы имеют высокую амплитуду, и с уменьшением интенсивности сигнала амплитуда реакции градуально падает, вплоть до полного исчезновения реакции. При этом достаточно четко определяется интервал между надпороговыми и подпороговыми интенсивностями: При интенсивности 60 дБ

(относительно 1 мкПа) регистрируется четкий спектральный пик реакции, при снижении интенсивности на 5 дБ (55 дБ) спектральный пик не выделяется над спектральным фоном.

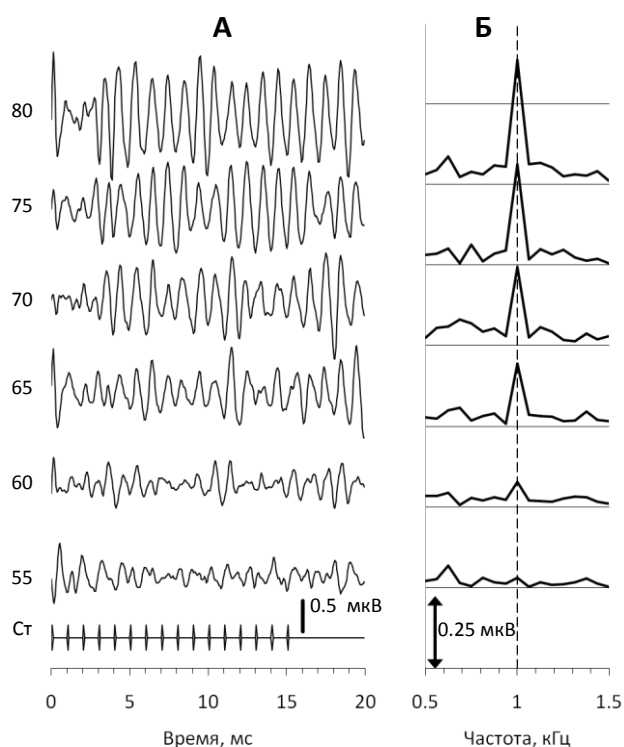


Рис. 9. Неинвазивно регистрируемые электрические реакции слуховой системы бесперой морской свиньи *Neophocaena phocaenoides* на ритмические последовательности звуковых посылок. А – форма реакции, Б – частотный спектр реакции. Интенсивность стимула (дБ относительно 1 мкПа) указана около записей, Ст – огибающая стимула. Вертикальная пунктирная линия на (Б) отметит спектральный пик, соответствующий частоте реакции.

Такой четкий переход от наличия к отсутствию реакции позволяет выносить решение о наличии или отсутствии реакции непосредственно в ходе эксперимента (on-line) – разумеется, с применением некоторого постоянного разделительного критерия. Предварительно, в качестве такого критерия принято следующее условие: считали, что

реакция присутствует, если спектральный пик на частоте модуляции (1 кГц) превышал не менее чем вдвое уровень любого из спектральных компонентов в диапазоне от 0.75 до 1.25 кГц. Следует подчеркнуть, что применение условного разделительного критерия не является недостатком методики: условные разделительные критерии применяются при всех методах оценки порогов. Важно, чтобы сравнение порогов (применительно к данному исследованию – до и после воздействия шума) проводилось с применением одного и того же критерия.

On-line оценка наличия/отсутствия реакции позволила резко сократить число накоплений, необходимых для выделения реакции. Мы использовали процедуру, при которой реакции накапливались до тех пор, пока –

- либо достигался критерий наличия реакции (спектральный пик реакции на частоте 1 кГц по крайней мере вдвое превышал уровни соседних спектральных компонентов), при этом интенсивность стимула считалась надпороговой;

- либо критерий наличия реакции не достигался, но уровень любого из спектральных компонентов в диапазоне 0.75-1.25 кГц не превышал 0.05 мкВ, в этом случае интенсивность стимула считалась подпороговой.

При такой процедуре, ввиду высокой эффективности стимула и значительной амплитуды реакции, для принятия решения требовалось, как правило, накопление от 200 до 500 предъявлений стимула. При темпе предъявления 20/с, это занимало от 10 до 25 с. С добавлением нескольких секунд, необходимых для оперирования аппаратурой, регистрация реакций могла производиться каждые 15-30 с.

Возможность on-line решения о наличии или отсутствии ответа позволяет использовать для прослеживания динамики порогов адаптивную процедуру варьирования интенсивности стимулов (метод «лестницы»). При этой процедуре интенсивность стимула меняется от пробы к пробе в зависимости от наличия или отсутствия ответа в предыдущей пробе. Если регистрируется ответ на стимул некоторой интенсивности, то интенсивность

стимула в следующей пробе снижается на один шаг (в данном исследовании применялся шаг в 5 дБ). При отсутствии ответа на стимул, в следующей пробе интенсивность повышается на один шаг (5 дБ). При такой процедуре интенсивность стимула флуктуирует около порогового значения. За оценку порога принимается среднее значение интенсивностей стимула в точках реверсии (переходы от повышения к понижению интенсивности и обратно).

Для прослеживания динамики порогов для оценки текущего значения порога использовали скользящее среднее между двумя соседними точками реверсии (локальный максимум и локальный минимум). Это среднее значение (варьирующее шагами по 2.5 дБ) относили к моменту времени, среднему между моментами точек реверсии.

3.3 Примеры динамики изменения слуховых порогов после воздействия шума

Применение разработанной процедуры показано на рис. 10, где иллюстрируется динамика измерения слуховых порогов после кратковременного воздействия шума интенсивностью 150 дБ (относительно 1 мкПа). Последовательность тестирующих интенсивностей стимула, устанавливаемых в соответствии с адаптивной процедурой, приведена на рис. 10А: интенсивность стимула в каждой пробе увеличивается или уменьшается на 5 дБ в зависимости от того, присутствовал или отсутствовал ответ в предыдущей пробе. Из этой последовательности выбраны точки реверсии (локальные максимумы и минимумы); промежуточные точки игнорируются (рис. 10Б). Скользящее среднее этих значений дает результирующую кривую постэкспозиционной динамики порогов: постэкспозиционное повышение порогов (ВПП) на 35 дБ относительно исходного фона, сохранение высокого порога в течение более 2.5 мин, затем постепенное восстановление порога, который возвращается к фоновому уровню в течение более 10 мин.

Как видно из приведенного графика, динамика изменения порогов определялась с разрешением лучше 1 минуты. До настоящего времени такое разрешение не достигалось ни одним из применяемых методов измерения порогов.

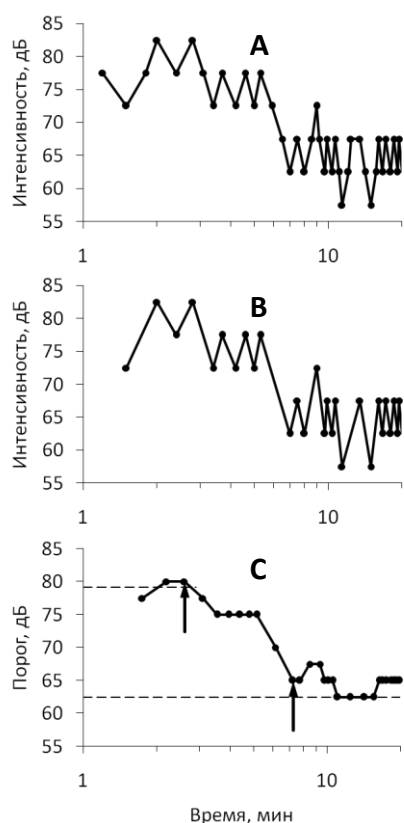


Рис. 10. Процедура определения динамики порогов после шумового воздействия (интенсивность 150 дБ относительно 1 мкПа, полоса 0.5 окт с центральной частотой 128 кГц, время экспозиции 3 мин) и динамика постэкспозиционного сдвига и восстановления порога у бесперой морской свиньи *Neophocaena phocaenoides*. А. Интенсивности тест-сигналов, варьирующие согласно адаптивной процедуре. В. Локальные экстремумы (точки перегиба), выбранные из графика (А). С. Оценки порогов, полученные как скользящее среднее между соседними экстремумами; горизонтальные пунктирные линии – контрольное значение порога (62.5 дБ) и постэкспозиционное значение порога (76 дБ), стрелками отмечены начало и конец восстановления порога.

Разработанная методика предназначена для определения чувствительности к шумовым воздействиям слуховой системы китообразных и применена к исследованию слуха бесперой морской свиньи *Neophocaena*. Продемонстрирована полная работоспособность методики и готовность ее применения к исследованию других видов китообразных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполнены экспериментальные исследования по обнаружению специализированной электрогенераторной активности у двух представителей семейства Uranoscopidae (*Uranoscopus bicinctus* и *Uranoscopus affinis*), обитающих в прибрежной полосе залива Нячанг Южно-Китайского моря (Вьетнам). Впервые зарегистрированы электрические разряды длительностью до 100 мс у *U. bicinctus* и до 300 мс у *U. affinis*. Разряды представляют собой монополярные колебания потенциала, с электроотрицательностью в области головы рыбы. Исследовано распределение потенциалов на поверхности тела звездочета и показано, что электрическое поле при разряде обладает дипольными характеристиками, а зона «нулевой» эквипотенциали проходит в районе мягкого спинного плавника (Рис. 1).

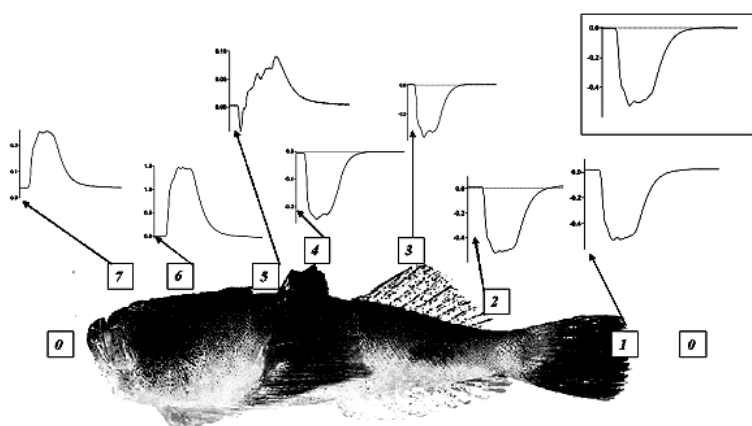


Рис. 1. Распределение потенциалов вблизи поверхности тела *Uranoscopus bicintus*. Справа, сверху – «стандартный» разряд между точками «0»- «0». При измерениях левый (по схеме) электрод «0» остается неподвижным, а правый последовательно перемещается по точкам «1»-«7». В месте реверса потенциала (вблизи точки «5») амплитуда крайне мала.

Предложен новый метод оценки индуктивного сопротивления плоского жесткого крыла, моделирующего хвостовую лопасть дельфина, совершающего гармонические колебания достаточно большой амплитуды при произвольном положении оси вращения. Кинематические параметры характеризуются гармоническими линейными колебаниями и гармоническими изменениями угла атаки. В плоской задаче для силы тяги и мощности получены расчетные формулы для составляющих индуктивного сопротивления через коэффициенты гидродинамических производных. Полученные формулы могут быть использованы при проектировании плавниковых движителей.

Разработана методика для определения чувствительности к шумовым воздействиям слуховой системы китообразных. Продемонстрирована полная работоспособность методики и готовность ее применения к исследованию слуха разных видов китообразных.

Поставленные задачи выполнены в полном объеме.

Литература.

1. Барон В.Д. (1982). Электрогенераторные системы рыб: эволюция и механизмы адаптации. М., Наука, 112 стр.
2. Барон В.Д., А.А. Орлов и А.С. Голубцов. (2008) Электрические разряды африканских сомов *Clarias anguillaris* и *Heterobranchus longifilis*. // Доклады Академии наук, т. 418, № 2, стр. 274–276.
3. Лабас Ю.А., Глухова Е.Н. (1999) Механизмы расширения и смены биологических функций в филогенезе на примере специализированных электрогенераторных тканей рыб. // Журнал Общей Биологии., т.60 N5. с.510-526.
4. Ольшанский В.М., Моршнева 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.
5. Михайленко Н.А. (1971). О биологическом значении и динамике электрических разрядов у слабоэлектрических рыб Черного моря. // Зоол. Журн., т. 40, № 9, с. 1347-1372.
6. Михайленко Н.А. (1973). Орган звукообразования и электрогенерации у черноморского звездочета *Uranoscopus scaber* (Uranoscopidae). // Зоол. Журн., т. 42, № 9, с. 1353-1359
7. Моршнева К.С., Ольшанский В.М. (1997). Электрические разряды азиатского сома *Omprok bimaculatus* (Siluridae) // Докл. РАН. Т. 354. № 3. С. 419-422.
8. Моршнева К.С., Ольшанский В.М. (1997) Электрические разряды азиатского сома *Omprok bimaculatus* (Siluridae). // ДАН. «Физиология». Т.354, N3. С.419-422.
9. Пушков С.Г., Е.В. Романенко, В.Н. Лопатин. (2009) Индуктивное сопротивление жесткого крыла // Успехи современной биологии. Т. 129. №1. С. 105-114.
10. Alves-Gomes J. A., Orti G., Haygood M., Heiligenberg W. (1995). Phylogenetic analysis of the South American electric fishes (Order Gymnotiformes) and the evolution of their electric

system: a synthesis based on morphology, electrophysiology and mitochondrial sequence data.//
Mol.Biol.Evol. V. 12. P.298-318.

11. Baron V.D. and Michailenko. (1982).Uranoscopus scaber: a transitional form in the evolution of electric organs in fish. //Doklady Biological Science, v. 265, pp. 290- 293

12. Baron V.D.,Labas J.A.(1986)."Electromimicry», a special type of imitation behaviour in fish? // in: Proc. of the 1-st Neuroetholog. Congr.(abstr.)/Tokyo,.P.112 Bennett M. V. L. (1971) Electric organs.// Fish Physiology./ Ed. Hoar W.S., Randall D.J. N.Y.:Acad. Press,. V. 5. P. 347-491

13. Baron V. D., Orlov A. A., Golubtsov A. S. (1994a). African Clarias Catfish Elicits Long-Lasting Weak Electric Pulses// Experientia. V. 50. N 7. P. 644-647

14. Baron V. D. and Morshnev K. S. (1998) Characteristics of Electrogeneration in Two African Species of Synodontidae (Mochokidae, Siluriformes) //Doklady Biological Sciences, Vol. 361, pp. 301–303.

15. Baron V. D., Orlov A. A., and A. S. Golubtsov (2008) Electric Discharges of the African *Catfishes Clarias anguillaris* and *Heterobranchus longifilis* //Doklady Biological Sciences, V.418, pp. 34–36.

16. Baron V.D., Morshnev K.S., Olshansky V.M., Orlov A.A. (1994b) Electric organ discharges of two species of African catfish (*Synodontis*) during social behaviour.// Anim.Behav.,1. V. 48. P. 1472-1475..

17. Baron V. D. and Morshnev K. S. (1998) Characteristics of Electrogeneration in Two African Species of Synodontidae (Mochokidae, Siluriformes) //Doklady Biological Sciences, V. 361, pp. 301–303.

18. Baron V. D, Orlov A. A., and El'yashev D. E. (2005). Investigations of Electric and Acoustic Activity of Some Representatives of the Ichthyofauna of South Vietnam, //Journal of Ichthyology, Vol. 45, Suppl. 2, 2005, pp. S271–S279.

19. Baron V. D. and Olshansky V. M. (2009) Monopolar Electric Discharges of the Catfish *Parasilurus asotus* (Siluridae, Siluriformes)//J.of Ichthyology, Vol. 49, No. 5, pp. 403–408.
20. Bratton B,O, Ajers J,L. (1987) Observations on the electric organ discharge of two skate species (Chondrichthies: Rajidae) and its relationship to behavior // Env. Biol. Fishes..V. 20, Iss 4 ,P. 241-254.
21. Finger T.E.. (1986). Electroreception in catfish: behavior, anatomy and electrophysiology //Electroreception / Ed. Bullock T.H., Heiligenberg W. N.Y.: John Wiley and sons., pp. 287-317.
22. Finneran, J.J., Carder, D.A., Schlundt, C.E., Dear, R. (2010a) Growth and recovery of temporary threshold shift at 3 kHz in bottlenose dolphins: Experimental data and mathematical models. //J. Acoust. Soc. Am. 127, 3256-3266.
23. Finneran, J.J., Carder, D.A., Schlundt, C.E., Dear, R. (2010b) Temporary threshold shift in a bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) exposed to intermittent tones. //J. Acoust. Soc. Am. 127, 3267-3272.
24. Finneran, J.J., Schlundt, C.E., Branstetter B., Dear,R. (2007). Assessing temporary threshold shift in a bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) using multiple simultaneous auditory evoked potentials. //J. Acoust. Soc. Am. 122, 1249-1264.
25. Finneran, J.J., Schlundt, C.E., Carder, D.A., Clerk J.A., Young J.A., Gaspin J.B., Ridgway, S.H. (2000). Auditory and behavioral responses of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) and a beluga whale (*Delphinapterus leucas*) to impulsive sounds resembling distant signatures of underwater explosions. //J. Acoust. Soc. Am. 108, 417-431.
26. Finneran, J.J., Schlundt, C.E., Dear, R., Carder, D.A., and Ridgway, S.H. (2002) Temporary shift in masked hearing thresholds in odontocetes after exposure to single inderwater impulses from a seismic watergun. //J. Acoust. Soc. Am. 111, 2929–2940.
27. Hagedorn M, Womble M, Finger TE (1990) Synodontid cat.sh: a new group of weakly electric .sh. Behavior and anatomy. //Brain Behav Evol 35:268–277.

28. Lavoue' S, Bigorne R, Lecointre G, and Agnese JF (2000) Phylogenetic relationships of electric fishes (Mormyridae: Teleostei) inferred from cytochrome b sequences. //Molecular Phylogenetics and Evolution 14: 1–10.
29. Lucke K., Siebert U., Lepper P.A., Blanchet M.-A. (2009) Temporary shift in masked hearing thresholds in a harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) after exposure to seismic airgun stimuli. //J. Acoust. Soc. Am. 125, 4060-4070.
30. Moller P (1995) Electric Fishes: History and Behavior. London: Chapman & Hall.
31. Mooney T.A., Nachtigall P.E., Breese M., Vlachos S., Au W.W.L. (2009). Predicting temporary threshold shift in a bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*): The effect of noise level and duration. //J. Acoust. Soc. Am. 125: 1816-1826.
32. Nachtigall P.E., Pawloski J.L., Au W.W.W. (2003). Temporary threshold shifts and recovery following noise exposure in the Atlantic bottlenosed dolphin (*Tursiops truncatus*). //J. Acoust. Soc. Am. 113: 3425-3429.
33. Nachtigall P.E., Supin A.Ya., Pawloski J., Au W.W.L. (2004). Temporary threshold shift after noise exposure in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) measured using evoked auditory potentials.// Marine Mammal Science 20 (4) 673-687.
34. New J.G. (1994) Electric organ discharge and electrosensory reafference in skates.// Biol.Bull.. V.187 , pp. 64-75.
35. Schlundt, C.E., Finneran, J.J., Carder, D.A., and Ridgway, S.H. (2000) Temporary shift of masked hearing thresholds of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, and white whales, *Delphinapterus leucas*, after exposure to intense tones. //J. Acoust. Soc. Am. 107, 3496–3508.
36. Stoddard P. (1999) Predation enhances complexity in the evolution of electric fish signals, // Nature, 400, pp. 254–256
37. Supin A.Ya., Popov V.V. (2007) Improved techniques of evoked-potential audiometry in odontocetes. Aquatic Mammals 33(1), 17-26.

38. Supin, A.Ya., Popov V.V., and Mass A.M. (2001) *The Sensory Physiology of Aquatic Mammals* (Kluwer, New York).

39. Zupanc G.K.H., Bullock T.H.(2005) From electrogenesis to electroreception, Springer Handbook of Auditory Research, Electroreception. Springer New York. Ed. Bullock T.H., Hopkins C.D., Popper A.N. and Fay R.R., Volume 21, pp. 5-46.