

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

«28» ноября 2011 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 2011

Список исполнителей

Руководитель проекта, директор института,

академик

Д.С. Павлов

Основные исполнители:

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 47 с., 1 кн., 16 рис., 20 источников.

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

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

На звездочетах *Uranoscopus bicinctus* в отчетном году проведены длительные (более 2-х суток) видеонаблюдений, синхронных с аппаратурной записью разрядов (см.«Методика»), и впервые описаны элементы охотничьего поведения этих рыб. Впервые осуществлена регистрация акустических сигналов у рыбы-жабы *Allenbatrachus grunic*. Зарегистрированы сигналы, по крайней мере, двух типов – одиночные залпы «ворчания» и серии акустических залпов.

Получены расчетные формулы для оценки индуктивного сопротивления плоского жесткого крыла при гармоническом изменении углов наклона и атаки. Полученные формулы могут быть использованы при проектировании плавниковых движителей.

Методом регистрации слуховых вызванных потенциалов получены данные о влиянии шума на чувствительность слуха и последующем восстановлении чувствительности у дельфина белухи в широком диапазоне интенсивности, частоты и времени экспозиции шума.

Обозначения и сокращения

ППП- постоянное повышение порога,

ВПП- временное повышение порога,

СВП слуховой вызванный потенциал,

TTS -временные сдвиги слуховых порогов

СОДЕРЖАНИЕ

	ВВЕДЕНИЕ	6
	ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ	7
1.	Длительные видеорегистрации охотничьего поведения	
	слабоэлектрического звездочета <i>Uranoscopus bicinctus</i> .	7
1.1	Материал и методы	7
1.2	Результаты.	9
2	Эксперименты по обнаружению акустической и электрической	14
	активности у представителей Batrachoididae (рыбы-жыбы, остров Фукуок,	
	Южный Вьетнам).	
3	Индуктивное сопротивление крыла при гармоническом изменении углов	24
	наклона и атаки.	
4	Исследование временных сдвигов слуховых порогов (TTS) после	36
	воздействия интенсивного шумового сигнала у представителя.	
	зубатых китообразных – кита белухи	
4.1	Постановка задачи	36
4.2.	Методика	37
4.3.	Результаты	39
	ЗАКЛЮЧЕНИЕ	45
	СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	47

ВВЕДЕНИЕ

Группа электрокоммуникации лаборатории поведения низших позвоночных на протяжении многих лет проводит полевые и лабораторные исследования, касающиеся свойств электрогенераторных и электрорецепторных систем рыб. Именно взаимодействие этих двух систем, существующих совместно только в группе так называемых слабоэлектрических рыб, обеспечивают этим рыбам уникальные возможности использования электрического канала для решения разнообразных этологических и социальных задач. В отчетном году основное внимание было уделено усилиям по осуществлению длительных видеорегистраций охотничьего поведения слабоэлектрического звездочета *Uranoscopus bicinctus* синхронно с аппаратурной записью его электрических сигналов. Помимо этого, выполнены серии экспериментов по регистрации акустических сигналов у ранее не исследованного представителя семейства батраховых (Batrachoididae) - *Allenbatrachus grunnicus* (прибрежные воды о. Фукуок, Вьетнам). Целью этих экспериментов было также попытка обнаружения у представителей этой группы рыб-жаб помимо акустических сигналов еще и сигналов электрических.

Продолжены исследования по моделированию хвостовой лопасти дельфинов и получению расчетных формул для оценки индуктивного сопротивления жесткого крыла, моделирующего хвостовую лопасть.

Методом регистрации слуховых вызванных потенциалов получены данные о влиянии шума на чувствительность слуха и последующем восстановлении чувствительности у дельфина белухи в широком диапазоне интенсивности, частоты и времени экспозиции шума.

ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ

1. Длительные видеорегистрации охотничьего поведения слабоэлектрического звездочета *Uranoscopus bicinctus*.

Исследования в предыдущем году показали, что, во-первых, звездочет *Uranoscopus bicinctus* (Temminck et Schlegel), обитающий в водах Южного Вьетнама способен к специализированной электрогенерации. У *U. bicinctus* Впервые зарегистрированы электрические разряды длительностью до 100 мс. 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. Тем не менее, многие вопросы, главным образом этологического характера остались невыясненными. Не было проведено длительных непрерывных видео наблюдений за свободным поведением звездочетов с применением современной методики синхронных регистраций возможных электрических разрядов. Во-вторых, оставалось неясным, генерирует ли звездочет разряды при атаках на жертву или при предъявлении потенциального объекта питания.

1.1. Материал и методы

Была подготовлена специальная лаборатория (Рис.1), в которой разместили большой (300 л) бассейн для содержания звездочетов.



Рис. 1. Обустройство лаборатории для исследований на звездочетах.

Помимо этого, на отдельном столе был установлен экспериментальный бассейн (Рис.2), в котором содержались рыбы, участвующие в эксперименте (несколько звездочетов и мальков рыб *Ambassis sp.*, используемых в качестве приманки).



Рис. 2. Синхронная видеорегистрация поведения звездочетов и регистрация электрических разрядов на компьютер

Рыбы содержались в 300 л бассейне с фильтрованной морской водой с 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 – 25⁰ - 28⁰С, электропроводность - 0,5 (Ом·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 с РСМСА 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. Необходимость синхронизации изображения в видеокамере и моментов возможной генерации разрядов обеспечивалась специально разработанной методикой. После усиления сигналы параллельно поступали одновременно на вход DAQ-card и микрофонный вход видеокамеры. Таким образом, при покадровом просмотре видеозаписей в программе Adobe Premiere (одновременно показываются два канала – видео и аудио) оказывалось возможным с точностью до кадра обнаружить по аудио каналу момент генерации сигнала и сопоставить его с поведенческой ситуацией в бассейне. Поскольку аудиосигнал служит только в качестве «метки» разряда, а сама форма последнего искажена, синхронная параллельная запись на DAQ-card и в последующем – в память компьютера дает возможность «пристроить» реальный, неискаженный сигнал точно в нужном месте видеозаписи (см. пример на рисунках в разделе «Результаты»).

1.2. Результаты.

Исследованный материал – 10 особей *U. bicinctus* стандартной длины 225-174 мм были отловлены в заливе Нячанг в ноябре – декабре 2010 года.

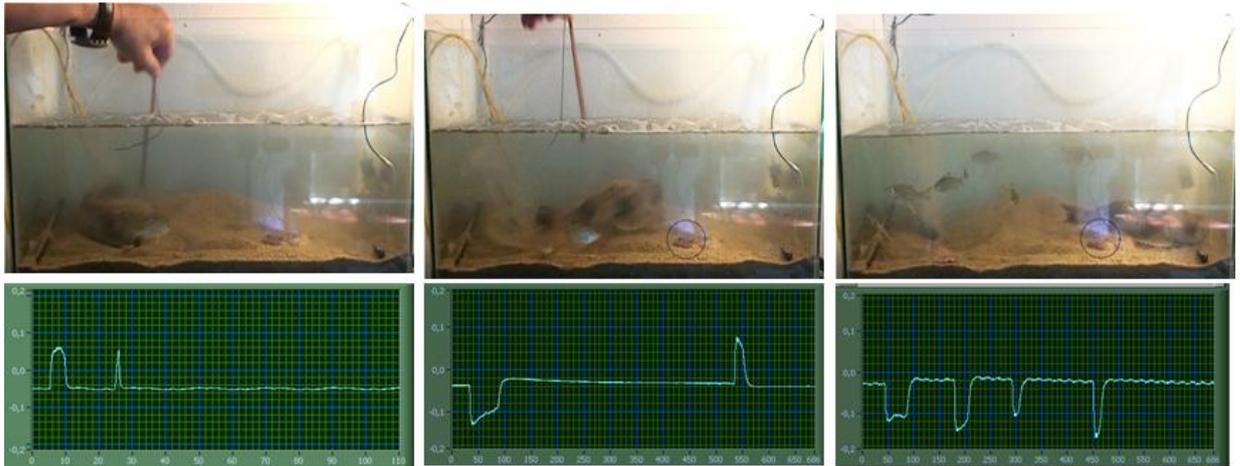


Рис. 3. Электрические разряды звездочета при механической стимуляции

Рыбы акклиматизировались перед опытами в 300-литровом аквариуме от 2 до 7 дней, а затем помещались в экспериментальный аквариум ($25 \times 25 \times 20 \text{ см}^3$) с аэрируемой водой (температура $26\text{-}28^\circ\text{C}$, электропроводность около $0,504 \text{ (Ом}\cdot\text{см)}^{-1}$).

Электрические разряды *Uranoscopus bicinctus* регистрировались при легких касаниях деревянной палочкой области окончания хвостового плавника в аквариуме для видео наблюдений, где звездочет находился постоянно, спрятавшись под слоем песка. Легкое касание палочкой в области хвоста вызывало электрический разряд (или их серию) с последующим закапыванием в песок на большую глубину. На Рис. 3 представлены фрагменты видеозаписи с механической стимуляцией звездочета. Первые два кадра – ответы рыбы на касание (на втором кадре разряды направлены в противоположные стороны благодаря ее развороту по отношению к регистрирующим электродам. На последнем кадре – серия электрических разрядов, спонтанно генерируемая звездочетом (без всяких воздействий).

Разряды представляют собой монополярные колебания потенциала (область головы при разряде электроотрицательна), возникающие либо поодиночке, либо сериями. Возникновение электрогенерации не сопровождается какими-либо резкими

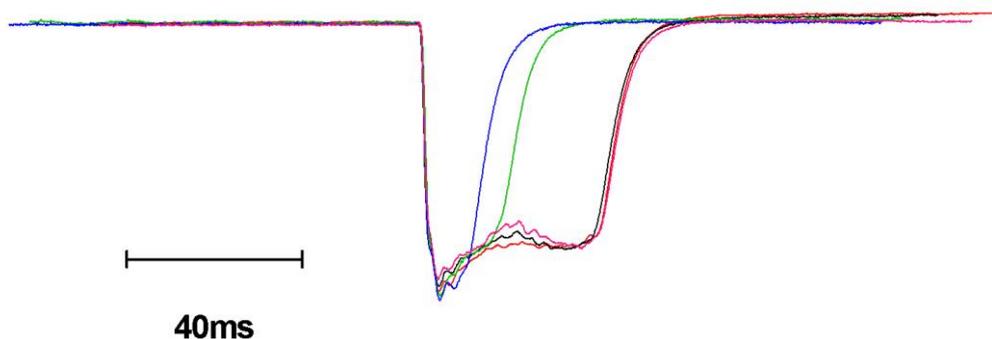


Рис. 4. Наложение 5-ти разрядов звездочета, совмещенных по переднему фронту.

телодвижениями животного – наблюдения показывают, что регистрируемые сигналы не имеют электромиограммного происхождения.

Однотипность электрических разрядов наглядно проявляется при наложении сигналов, нормированных по амплитуде и совмещенных по переднему фронту (см. Рис.4, все разряды взяты из одного опыта). Анализ показывает, что общие паттерны разрядов однотипны. 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 и

физиологическим состоянием особи) на порядки превышают колебания потенциала, связанные с электрическими потенциалами «обычных» структур – жаберного аппарата, сердца и т.д.

В отчетном году в экспериментах на звездочетах основное внимание уделялось нами попытке путем длительных видеонаблюдений, синхронных с записью разрядов (см.«Методика») описать моменты охотничьего поведения рыбы. С этой целью в бассейн с одним-двумя звездочетами подсаживали в качестве потенциальных жертв стайку *Ambassiss sp.* (Рис.5).

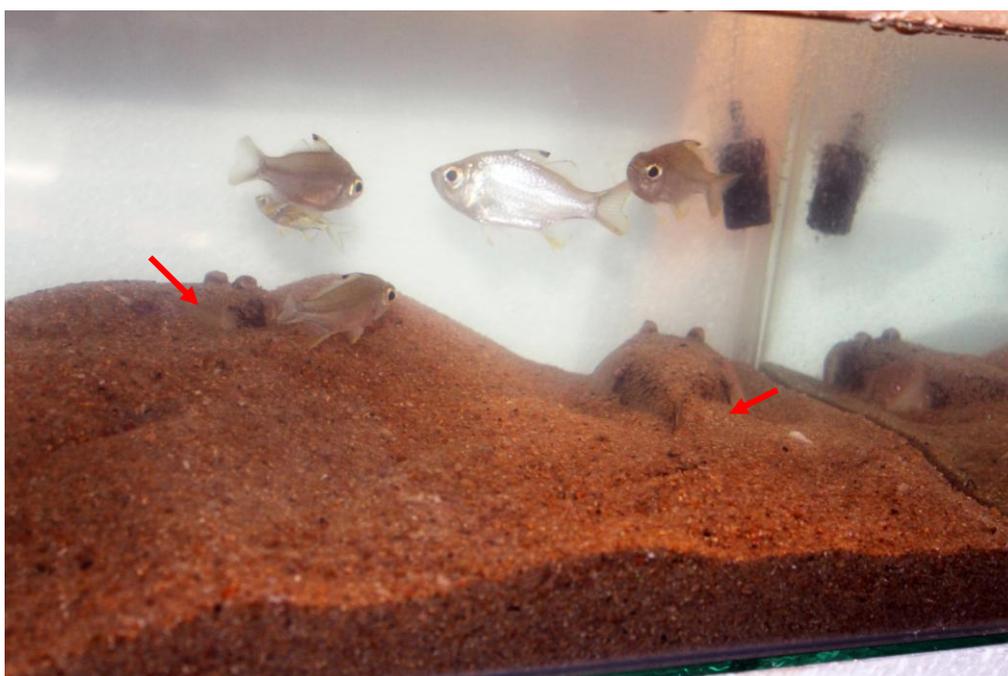


Рис. 5. Подсаживание мальков *Ambassiss sp* к двум звездочетам (обозначены стрелками).

На фотографии представлены 2 звездочета *U. bicinctus* (отмечены стрелками) и стайка мальков *Ambassiss sp* . Записи производились непрерывно, днем и ночью, за исключением времени, необходимого для просмотра записей на видео и на компьютере. За время 12 дневной практически непрерывной регистрации было отмечено, что звездочеты большую часть времени проводят, зарывшись в песок и совершенно не двигаясь. 2-3 раза за ночь некоторые рыбы меняют свое местоположение, после чего

вновь остаются неподвижными на протяжении многих часов. Наблюдения показали, что мальки *Ambassiss sp* совершенно не привлекают внимания звездочетов. Просмотр видеозаписей показал, что иногда мальки практически вплотную плавают вблизи зарывшегося в песок звездочета, однако, за все время наблюдений атаку удалось зафиксировать всего 2 раза. Следует сказать, что мы неоднократно меняли особей в экспериментальном бассейне, иногда доводя их количество до трех. Причины, по которым предлагаемые рыбы-жертвы «непривлекательны» для звездочетов, для нас неясны. Нами производилась их смена на мальков меньшего размера (12-16 мм), что не отразилось на результатах. В отмеченных случаях «удачных» видеозаписей с элементами охоты на жертву удалось зарегистрировать синхронную с атакой электрогенерацию разрядов (см. Рис. 6).

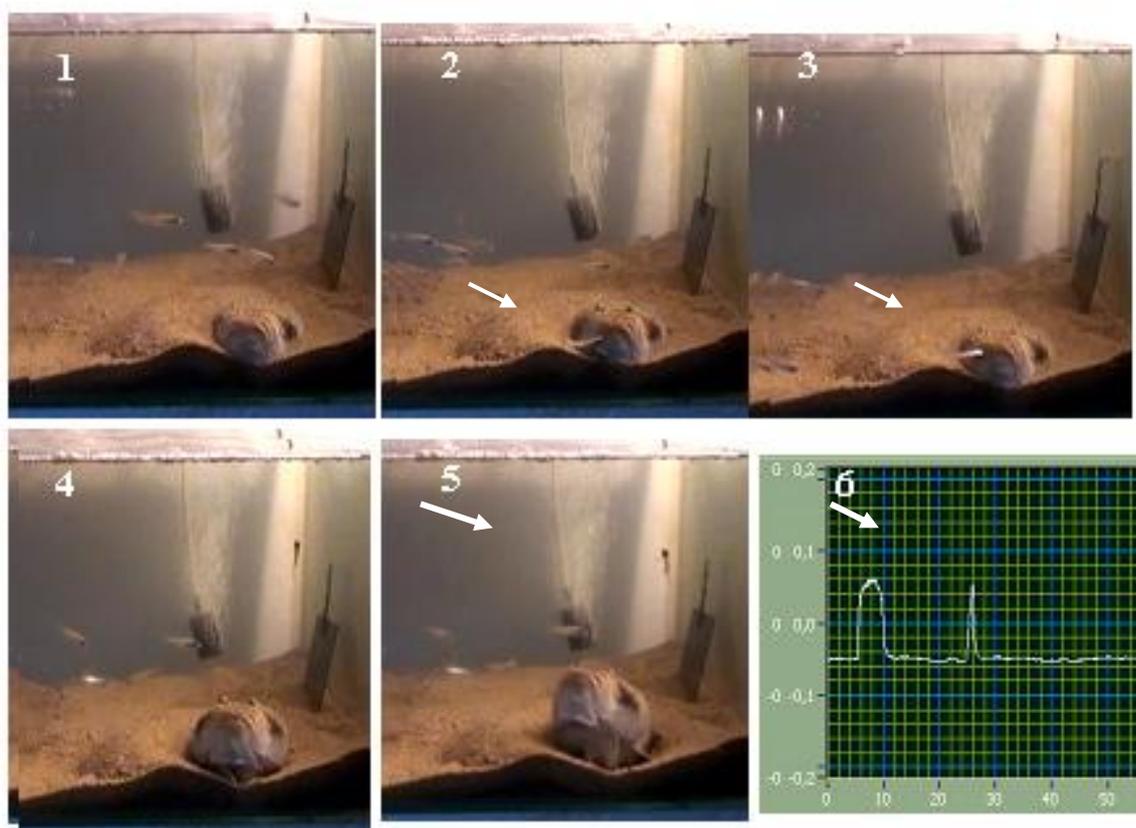


Рис. 6. Фрагменты видеозаписи атаки на малька, справа – электрический разряд

2. Эксперименты по обнаружению акустической и электрической активности у представителей *Batrachoididae* (рыбы-жабы, остров Фукуок, Южный Вьетнам).

Батрахообразные (*Batrachoidiformes*) — отряд лучеперых рыб, включающий в себя лишь одно семейство жабовидные рыбы, или батраховые (*Batrachoididae*). 23 рода (около 80 видов). Это малоподвижные донные рыбы, которые имеют толстую приплюснутую голову и сжатые с боков хвосты. Рот широкий, большой, с многочисленными острыми



Рис. 7. Фото рыбы жабы *Allenbatrachus grunnicus*.

зубами. Имеют два спинных плавника: первый короткий, состоящий из 2—4 четырех толстых шипов, второй длинный. Брюшные плавники находятся на горле, впереди широких веерообразных грудных плавников. Кожа этих рыб слизистая, голая или же с маленькими чешуйками, они имеют всего три жаберные дуги.

Жабовидные рыбы или рыбы – жабы наделены уникальной способностью – они могут издавать различные звуки с помощью сложно устроенного плавательного пузыря. Известно, что рыбы-жабы, как и большинство других рыб, используют в локомоции различные типы мышц– при спокойном плавании работает система красных мышц, а при

резких рывках включаются белые мышцы. Однако, в отличие от большинства других видов, непосредственно на их плавательном пузыре латерально расположены слои звукогенерирующих полосатых мышц (Рис.8), способные к быстрым сокращениям с частотой 100-200 Гц, вызывая тем самым вибрации газонаполненного плавательного пузыря. Именно частотой сокращения мышц и определяется частота возникающего акустического поля в воде. Было показано, что самцы рыбы-жабы в период нереста способны продуцировать сильные характерные звуки (обычно называемые «корабельным гудком») для того, чтобы приманить самок в свое гнездо [19]. Отметим, что обычная миотомальная мускулатура не способна к сокращениям со столь высокой частотой. В то же время недавние исследования продемонстрировали, что особенности белковых изомеров, и ряда внеклеточных компонентов, присутствующих в мышцах плавательного пузыря привели к важным адаптациям, позволяющим этим структурам сокращаться и релаксировать на данных частотах [18]. Акустическая коммуникация является важным компонентом меж и внутривидовых отношений у многих рыб. На старте периода размножения самцы батраховых рыб с помощью резких звуков ограничивают свою территорию, на которой строят гнездо.

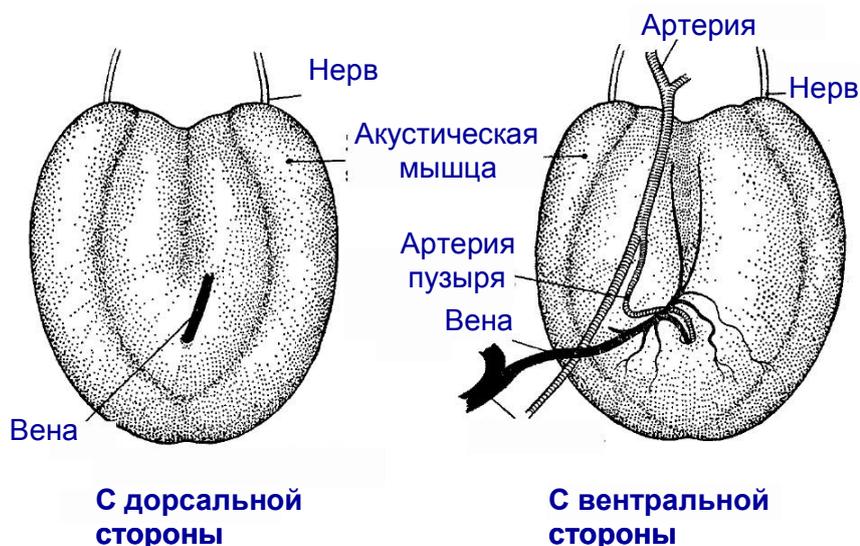


Рис. 8. Плавательный пузырь и акустическая мышца *Allenbatrachus grunnicus*.

Только сексуально зрелые самцы способны производить эти звуки, идентифицированные как «корабельный гудок», в то время как прочие самцы и самки обычно генерируют короткие широкополосные «ворчащие» звуки, предположительно возникающие в агонистических отношениях [11; 12].

Наше внимание к органам звукогенерации батраховых рыб связан, главным образом, с недавним открытием новой группы слабоэлектрических рыб - слабоэлектрических сомов рода *Synodontis* (Mochokidae), ЭО которых произошли, по-видимому, из видоизмененных акустических мышц [13], непосредственно связанных с плавательным пузырем и ответственных у ряда рыб за генерацию звуков [4]. По крайней мере, у одного из исследованных видов - *S. obesus* была обнаружена фазовая корреляция между звуко- и электрогенерацией (Рис. 9), а также показано характерное морфологическое и гистохимическое родство электрогенераторного и акустического ядра в головном мозге рыб этого вида.

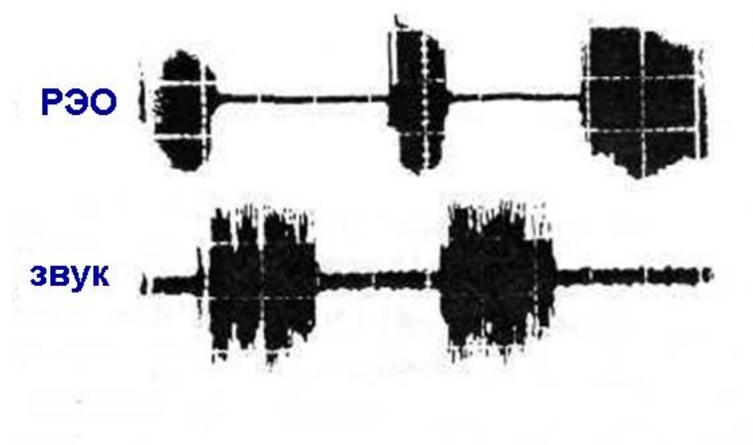


Рис. 9. Одновременная запись разрядов электрического органа и звуков у *S. Obesus* [13].

Несколько фактов позволяют предположить, что электрический орган синодонтисов произошел из акустических мышц. Это, прежде всего, морфологическое сходство модифицированных мышечных волокон электрического органа и звукогенерирующих мышечных тканей батраховых рыб [10], а также то, что

электрические органы у таких рыб, как *Malapterurus* и *Uranoscopus* могли эволюционно развиваться из звукогенерирующих структур [5;16]. Кроме того, как и звуковая мышца, электрический орган имеет белесый оттенок и содержит клетки существенно меньшего диаметра, чем скелетная мускулатура. И, наконец, электрические моторные ядра топологически расположены в тех же точках каудальной части продолговатого мозга, что и акустические моторные ядра таких звукогенерирующих батраховых рыб, как *Porichthys notatus* и *Opsanus tau* [3]. В онтогенезе все ЭО, за единственным исключением (Apteronotidae), развиваются из мышечной ткани [1; 6;17], обычно - из тех или иных элементов т. н. «белой» или «быстрой» скелетной мускулатуры, от которой, очевидно, и произошли в филогенезе [1;5].

Предшественником послужила именно белая мускулатура, по-видимому, в связи с тем, что она функционирует в «спринтерском» режиме, требующем высокой степени синхронизации сокращений отдельных волокон [14; 7; 16].

Учитывая вышесказанное, а также данные об исключительно высоком частотном диапазоне, в котором способна сокращаться «акустическая мышца» у *Batrachoididae* можно полагать, что в процессе эволюционных трансформаций эта мышца может быть также и специализированным электрическим органом, то есть, способна генерировать как электрические, так и акустические поля. Именно поэтому нам представлялось интересным провести исследования по параллельной регистрации электрической и акустической активности у *Batrachoididae*.

Материал собирался путем тралений донным креветочным тралом кустарного производства на местном деревянном траулере (морские рыбы), Траления в районе о. Фукуок проводились вдоль западного и северного побережий на глубинах 10-50 м на песчаных и илисто-песчаных грунтах. Состав фауны отчасти отличался от такового в прибрежье Центрального Вьетнама, наряду с общими видами семейств *Mullidae*, *Leiognathidae*, *Serranidae*, *Mugiloididae*. Из интересующих нас видов оказалось возможным

отловить необходимое количество батраховых, но к сожалению, надежды на поимку потенциально обитающих там представителей *Uranoscopidae* (*Ichthyoscopus sp.*) не увенчались успехом.

Известно, что представители *Batrachoididae* владеют достаточно сложным акустическим репертуаром различной низкочастотной вокализации, т.е. излучают, по крайней мере, три различных типа сигналов а агонистическом контексте (одиночный залп, "каркание", двойное "каркание") и тональный продолжительный сигнал, по-видимому, для привлечения полового партнера. Самцы являются территориальными и защищают гнезда под скалами в мелкой воде во время сезона спаривания.

Всего в опытах было использовано 16 экземпляров *Allenbatrachus grunnicus* стандартной длины 14-19 см. Как правило, рыбы помещались в аквариум парами, а двуканальные записи активности проводились практически круглосуточно (с небольшими перерывами, необходимыми для освобождения жесткого диска видеокамеры и, соответственно, перемещения видеофайлов на компьютер). Отметим сразу, что какой либо электрической активности, напоминающей по своему характеру электрические разряды специализированных электрогенераторных систем, зарегистрировано не было. В то же время по акустическому каналу были зарегистрированы пачки звуковых импульсов, по всей видимости напоминающие «ворчащие» звуки батраховых рыб. Эти звуки были записаны в основном в ночное время – за ночь обычно записывалось от 5 до 16 пачек.



Рис.10. Регистрация звуков в аквариуме с двумя рыбами-жабами.

На рис. 11 представлены примеры записей акустических сигналов, зарегистрированных в ночное время. В более растянутых фрагментах (с, d) видно, что в составе залпа есть дополнительные высокочастотные составляющие.

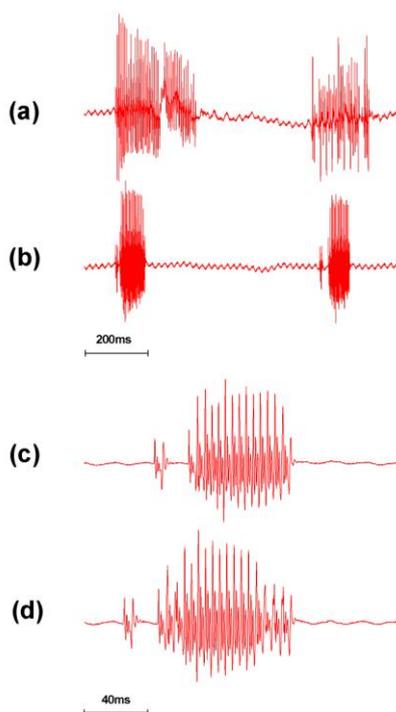


Рис. 11. Примеры записей акустических сигналов, зарегистрированных в ночное время.

На представленном ниже Рис. 12 показаны фрагменты видеозаписей сидящей в засаде рыбы-жабы (1, 2 - белая стрелка), и ее охоты на жертву, фрагмент обработки аудиодиаграммы в программе Adobe Premiere синхронно с видеозаписью (3, красная стрелка – момент генерации звукового импульса), 4 – подробная осциллограмма этого импульса.

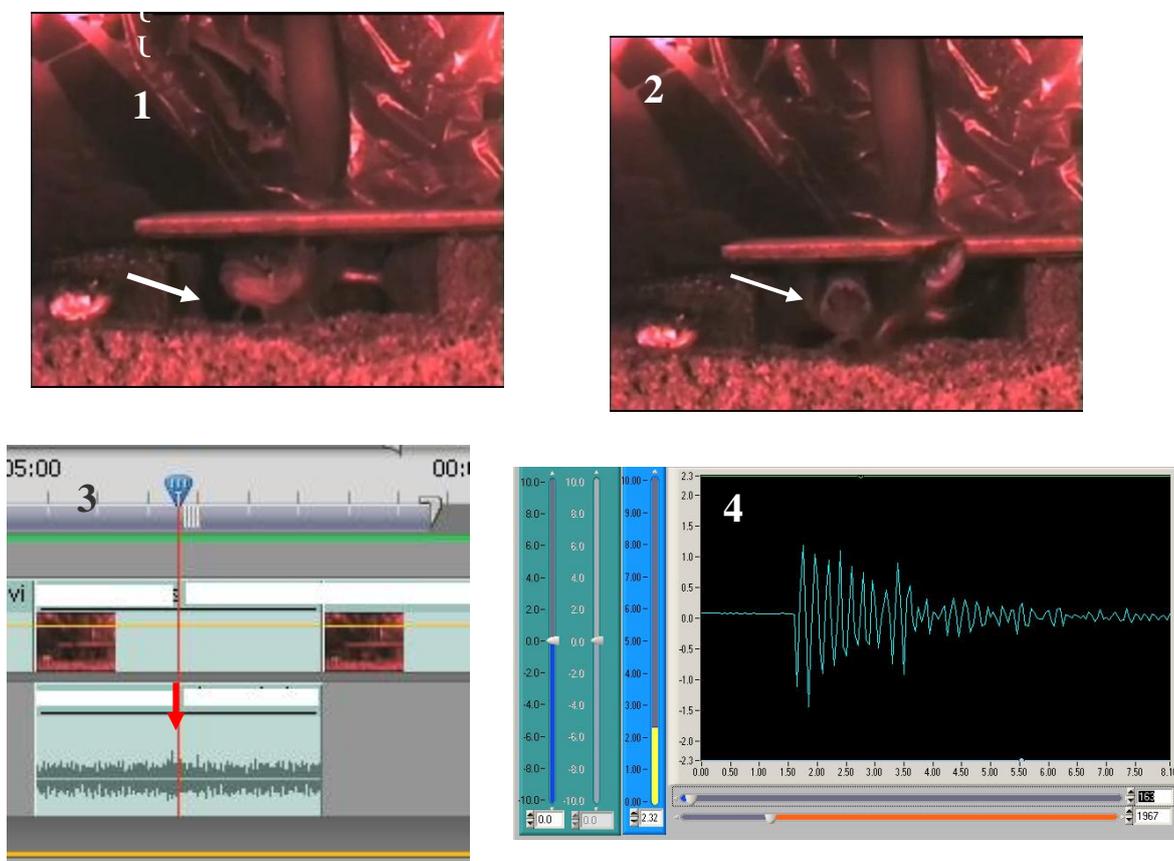


Рис. 12. Фрагменты видеозаписей и акустического сигнала рыбы-жабы.

На представленном ниже рисунке изображен фрагмент записи серии «ворчащих» («каркающих») звуков, излучаемых рыбой-жабой в ночное время. На вставке 2 - фрагмент обработки аудиодиаграммы в программе Adobe Premiere синхронно с видеозаписью (3, красная стрелка – момент генерации звукового импульса), вставка 3 – серия этих звуков на экране компьютера.

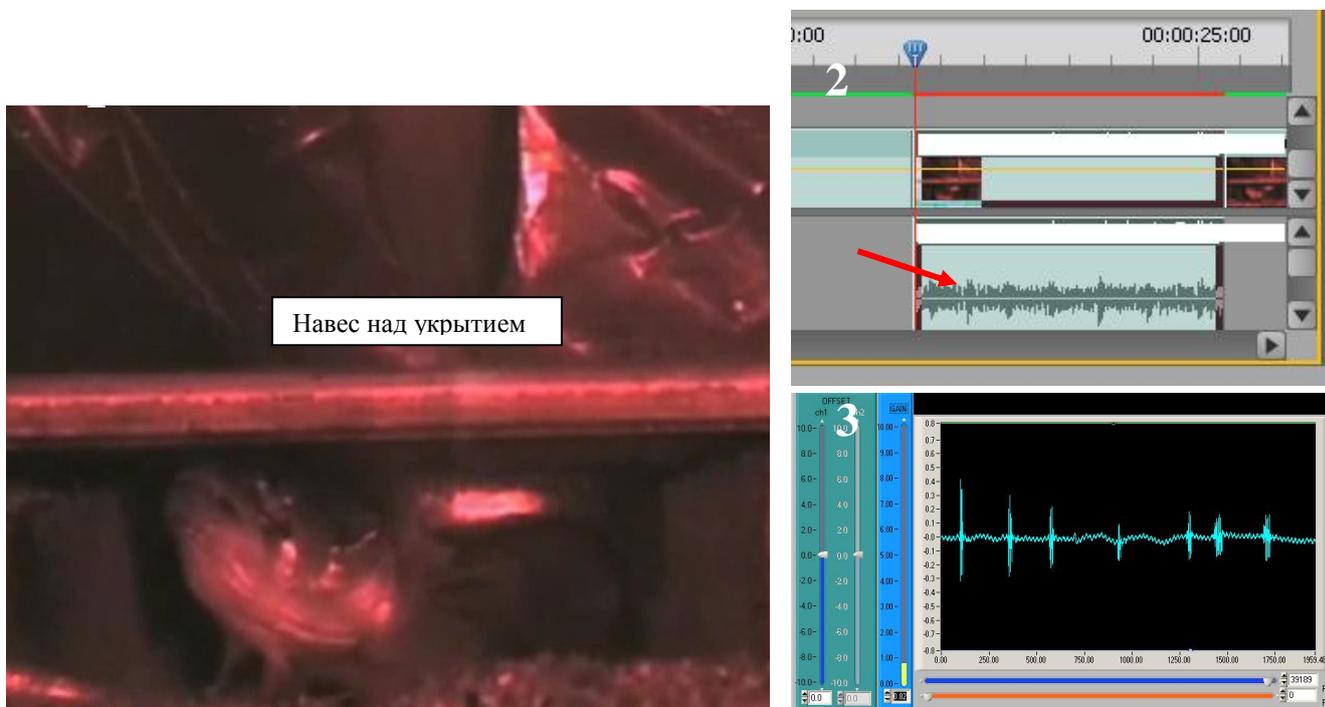


Рис. 13. Фрагмент видеозаписи, синхронный с генерацией серии «ворчащих» звуков рыбы-жабы.

В заключение данного раздела следует сделать несколько замечаний. Следует отметить, что в научной литературе существует значительное число публикаций, посвященных изучению акустической коммуникации у животных и, в частности, у рыб. Как правило, в этих работах для рыб создаются максимально комфортные и близкие к естественным условия содержания: отловленных рыб выдерживают до начала экспериментов от 2 недель до 3-х месяцев в просторных бассейнах укрытиями, растениями и т.п., [13; 9; 8; 15]. В результате у исследователей появляется возможность адекватных и продолжительных наблюдений и регистраций акустических сигналов, соотносимых к определенным поведенческим ситуациям, погодным условиям и т.п. За время нашей непродолжительной (2 недели) командировки на о.Фукуок мы подобными возможностями не располагали. Тем не менее определенные результаты получены.

Во-первых, впервые осуществлена регистрация акустических сигналов у *Allenbatrachus grunnicus*.

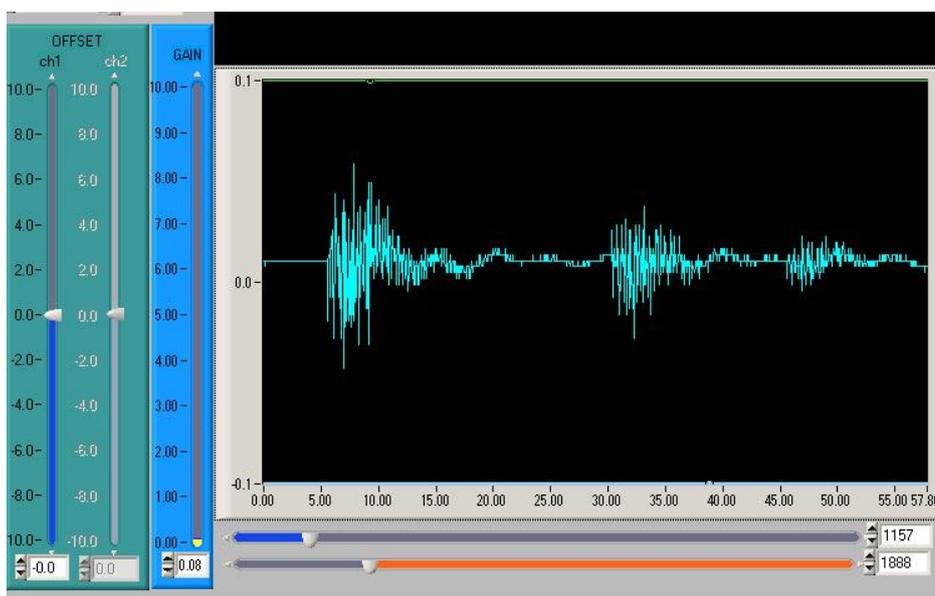


Рис. 14. Акустические сигналы у *Allenbatrachus grunnicus*.

Зарегистрированы сигналы, по крайней мере, двух типов – одиночные залпы «ворчания» и серии таких залпов. Известные из литературных данных по другим рыбам-жабам акустические продолжительные сигналы типа «корабельный гудок (“boatwhistle”)) нами не наблюдались, что связано, как мы полагаем, с вышесказанным – эти сигналы возникают у рыб-жаб после длительной адаптации и, как правило, для привлечения полового партнера [15].

Во-вторых, как описано в «Методах», мы проводили регистрацию на два канала – акустический и электрический. Выше были показаны сигналы двух типов сигналов: пачки, состоящие из импульсов с частотой около 160Гц (рис а,с,d), а также более высокочастотные сигналы с частотой заполнения 580Гц. Что касается попытки регистрации каких либо электрических разрядов как в экспериментальном бассейне с рыбами-жабами, так и при их механической стимуляции, то следует признать ее неудачной. Электрические разряды не регистрировались. Оказалось, что при очень больших коэффициентах усиления можно заметить только слабые электромиограммы при бросках рыбы. Таким образом, наше предположение, что акустическая мышца,

ответственная за звукогенерацию, одновременно может выполнять и функцию электрического органа (как это показано для некоторых рыб других таксонов) пока не подтвердилось. Естественно, что этот вывод нельзя признать окончательным, поскольку исследованы далеко не все поведенческие ситуации (агрессивно-оборонительное, нерестовое и т.п. поведение), когда возникновение электрических разрядов можно бы было ожидать.

3. Индуктивное сопротивление крыла при гармоническом изменении углов наклона и атаки.

В работе [20] 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 изменений углов наклона и атаки бесконечного крыла. В этом случае $\vartheta = \vartheta_0 \cos \omega t, \alpha = \alpha_0 \cos \omega t$. (Фазовый сдвиг между линейными и угловыми колебаниями принят равным 90°). Угол атаки считается малым.

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

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

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

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

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

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

Здесь и далее введены следующие обозначения

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

$$2\pi D_2 = b \left(\frac{C_{y1}^\alpha C_{y1}^{\omega_z}}{\pi} - \frac{C_{y1}^\alpha}{2} - C_{y1}^{\omega_z} + \frac{\pi}{2} \right),$$

$$2\pi D_3 = b^2 \left(\frac{C_{y1}^\alpha C_{y1}^{\dot{\omega}_z}}{\pi} - C_{y1}^{\dot{\omega}_z} \right),$$

$$2\pi D_4 = b \left(\frac{2\lambda_{22}}{\rho\pi b^2} C_{y1}^\alpha - \frac{C_{y1}^\alpha C_{y1}^{\dot{\alpha}}}{\pi} + C_{y1}^{\dot{\alpha}} - \frac{2\lambda_{22}}{\rho b^2} \right),$$

$$2\pi D_5 = b^2 \left(-\frac{2\lambda_{22}}{\rho\pi b^2} C_{y1}^{\omega_z} + \frac{C_{y1}^{\dot{\alpha}} C_{y1}^{\omega_z}}{\pi} + \frac{\lambda_{22}}{\rho b^2} - \frac{C_{y1}^{\dot{\alpha}}}{2} \right),$$

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

$$2\pi D_7 = b^3 \left(-\frac{C_{y1}^{\omega_z} C_{y1}^{\dot{\omega}_z}}{\pi} + \frac{C_{y1}^{\dot{\omega}_z}}{2} \right),$$

$$2\pi D_8 = b^2 \left(\frac{2\lambda_{22}}{\rho\pi b^2} C_{y1}^{\dot{\alpha}} - \frac{2(\lambda_{22})^2}{\rho^2 \pi b^4} - \frac{(C_{y1}^{\dot{\alpha}})^2}{2\pi} \right),$$

$$2\pi D_9 = b^3 \left(-\frac{2\lambda_{22}}{\rho\pi b^2} C_{y1}^{\dot{\omega}_z} + \frac{C_{y1}^{\dot{\alpha}} C_{y1}^{\dot{\omega}_z}}{\pi} \right),$$

$$2\pi D_{10} = b^4 \left(-\frac{(C_{y1}^{\dot{\omega}_z})}{2\pi} \right).$$

В приведенных формулах $C_y^\alpha, C_y^{\dot{\alpha}}, C_y^{\omega_z}, C_y^{\dot{\omega}_z}$ - аэродинамические производные, λ_{22} - присоединенная масса, $Sh_0 = \frac{b\omega}{U_0}$, $X = \frac{x}{b}$. x - расстояние точки, в которой определены кинематические параметры, от центра крыла. $\omega = 2\pi f$, f - частота колебаний 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 рассматриваемом варианте кинематических параметров амплитуда крыла изменяется по сложному закону

$$\dot{y} = U_0 \operatorname{tg} \theta,$$

где $\theta = \alpha + \vartheta$.

Как и раньше определим величины C_{T5} и C_{P6} , каждая из которых состоит из 10 составляющих.

$$C_{T5-1} = -2\pi D_1 \left[\frac{(Sh_0)^2 X^2}{2} \right] J_{5-1},$$

$$J_{5-1} = \left[J_{5-1-1} + \frac{\alpha_0^2}{(Sh_0)^2 X^2} J_{5-1-2} - \frac{\alpha_0^2 g_0^2}{(Sh_0)^2 X^2} J_{5-1-3} + \frac{\alpha_0^2 g_0^4}{12(Sh_0)^2 X^2} J_{5-1-4} \right].$$

$$J_{5-1-1} = (g_0^2 - 0.125g_0^4 + 0.0052g_0^6)$$

$$J_{5-1-2} = (1 + 0.75\theta_0^2 - 0.1563\theta_0^4)$$

$$J_{5-1-3} = (0.375 + 0.3125\theta_0^2 - 0.0684\theta_0^4)$$

$$J_{5-1-4} = (0.3125 + 0.2733\theta_0^2 - 0.0615\theta_0^4)$$

$$C_{T5-2} = -2\pi D_2 \left[\frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 X}{2} \right] J_{5-2}.$$

$$J_{5-2} = (1 - 0.125\mathcal{G}_0^2).$$

$$C_{T5-3} = -2\pi D_3 \left[-\frac{(Sh_0)^2 \alpha_0 \mathcal{G}_0}{2} \right] J_{5-3},$$

$$J_{5-3} = (1 - 0.375\mathcal{G}_0^2 + 0.026\mathcal{G}_0^4).$$

$$C_{T5-4} = -2\pi D_4 \left[\frac{(Sh_0)^2 \alpha_0 \mathcal{G}_0 X}{8} \right] J_{5-4},$$

$$J_{5-4} = [J_{5-4-1} + \theta_0^2 J_{5-4-2}]$$

$$J_{5-4-1} = \mathcal{G}_0^2,$$

$$J_{5-4-2} = (1 - 0.25\mathcal{G}_0^2 + 0.1667\theta_0^2 - 0.052\mathcal{G}_0^2\theta_0^2).$$

$$C_{T5-5} = -2\pi D_5 \left[\frac{(Sh_0)^2 \alpha_0 \mathcal{G}_0}{2} \right] J_{5-5},$$

$$J_{5-5} = [J_{5-5-1} + J_{5-5-2} + \theta_0 J_{5-5-3}]$$

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

$$J_{5-5-2} = (-0.125 \mathcal{G}_0^2),$$

$$J_{5-5-3} = (0.1875 \theta_0 + 0.0403 \theta_0^3 + 0.0068 \theta_0^5).$$

$$C_{T5-6} = -2\pi D_6 \left[\frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2}{2} \right] [J_{5-6-1}],$$

$$J_{5-6-1} = (1 - 0.125 \mathcal{G}_0^2).$$

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

$$C_{T5-8} = -2\pi D_8 \left[\frac{(Sh_0)^4 \alpha_0^2}{2} \right] J_{5-8},$$

$$J_{5-8} = \left[\frac{2(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 X^2}{\alpha_0^2} J_{5-8-1} - \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^4 X^2}{\alpha_0^2} J_{5-8-2} + J_{5-8-3} + \right. \\ \left. + 4\theta_0 J_{5-8-4} + 2\theta_0^2 J_{5-8-5} - 2\mathcal{G}_0^2 \theta_0 J_{5-8-6} - \mathcal{G}_0^2 \theta_0^2 J_{5-8-7} \right]$$

$$J_{5-8-1} = (0.5 - 0.375\theta_0^2 + 0.078\theta_0^4),$$

$$J_{5-8-2} = (0.375 - 0.313\theta_0^2 + 0.068\theta_0^4),$$

$$J_{5-8-3} = (1 - 0.125\theta_0^2),$$

$$J_{5-8-4} = (0.125\theta_0 + 0.0208\theta_0^3 + 0.0052\theta_0^5),$$

$$J_{5-8-5} = (0.125\theta_0^2 + 0.0417\theta_0^4 + 0.0043\theta_0^6),$$

$$J_{5-8-6} = (0.0625\theta_0 + 0.013\theta_0^3 + 0.0036\theta_0^5),$$

$$J_{5-8-7} = (0.0391\theta_0^2 + 0.0182\theta_0^4 + 0.0023\theta_0^6).$$

$$C_{T5-9} = -2\pi D_9 \left[\frac{(Sh_0)^4 \theta_0^2 X}{2} \right] J_{5-9},$$

$$J_{5-9} = (1 - 0.75\theta_0^2 + 0.156\theta_0^4 + 0.375\theta_0^2 \theta_0^2 - 0.313\theta_0^2 \theta_0^2 + 0.068\theta_0^2 \theta_0^4)$$

$$C_{T5-10} = -2\pi D_{10} \left[\frac{(Sh_0)^4 \theta_0^2}{2} \right] J_{5-10},$$

$$J_{5-10} = (1 - 0.75\theta_0^2 + 0.156\theta_0^4 - 0.375\theta_0^2 \theta_0^2 + 0.313\theta_0^2 \theta_0^2 - 0.068\theta_0^2 \theta_0^4).$$

$$C_{P6-1} = 2\pi D_1 \left[(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^3 X^2 \right] \left[I_{6-1-1} - \frac{\mathcal{G}_0^2}{6} I_{6-1-2} + \frac{2\alpha_0}{\mathcal{G}_0} I_{6-1-3} + \frac{\alpha_0 \theta_0^2}{\mathcal{G}_0} I_{6-1-4} \right],$$

$$I_{6-1-1} = (0.125\theta_0 + 0.021\theta_0^3 + 0.005\theta_0^5),$$

$$I_{6-1-2} = (0.0625\theta_0 + 0.013\theta_0^3 + 0.004\theta_0^5),$$

$$I_{6-1-3} = (0.125\mathcal{G}_0 - 0.042\mathcal{G}_0^3 + 0.003\mathcal{G}_0^5),$$

$$I_{6-1-4} = (0.0625\mathcal{G}_0 - 0.026\mathcal{G}_0^3 + 0.002\mathcal{G}_0^5).$$

$$C_{P6-2} = 2\pi D_2 \left[(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 X \right] \left[I_{6-2-1} - \frac{\mathcal{G}_0^3}{6} I_{6-2-2} + \alpha_0 I_{6-2-3} \right],$$

$$I_{6-2-1} = (0.125\mathcal{G}_0\theta_0 + 0.021\mathcal{G}_0\theta_0^3 + 0.005\mathcal{G}_0\theta_0^5),$$

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

$$I_{6-2-3} = (0.125\mathcal{G}_0 - 0.042\mathcal{G}_0^3 + 0.003\mathcal{G}_0^5 + 0.031\mathcal{G}_0\theta_0^2 - 0.013\mathcal{G}_0^3\theta_0^2 + 0.001\mathcal{G}_0^5\theta_0^2).$$

$$C_{P6-3} = 2\pi D_3 \left[-(Sh_0)^2 \alpha_0 \mathcal{G}_0 \right] \left[I_{6-3-1} + \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 X^2}{\alpha_0} I_{6-3-2} \right],$$

$$I_{6-3-1} = (0.375\mathcal{G}_0\theta_0 + 0.104\mathcal{G}_0\theta_0^3 + 0.036\mathcal{G}_0\theta_0^5 - 0.052\mathcal{G}_0^3\theta_0 - 0.015\mathcal{G}_0^3\theta_0^3 - 0.006\mathcal{G}_0^3\theta_0^5),$$

$$I_{6-3-2} = (0.125\mathcal{G}_0 - 0.042\mathcal{G}_0^3 + 0.003\mathcal{G}_0^5 - 0.031\mathcal{G}_0\theta_0^2 + 0.013\mathcal{G}_0^3\theta_0^2 - 0.001\mathcal{G}_0^5\theta_0^2).$$

$$\tilde{N}_{P6-4} = 2\pi D_4 \left[-(Sh_0)^2 \alpha_0 \mathcal{G}_0 X \right] \left[I_{6-4-1} - \theta_0 I_{6-4-2} + \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 X^2}{\alpha_0} I_{6-4-3} \right],$$

$$I_{6-4-1} = (0.25\mathcal{G}_0\theta_0 + 0.083\mathcal{G}_0\theta_0^3 + 0.031\mathcal{G}_0\theta_0^5 - 0.042\mathcal{G}_0^3\theta_0 - 0.013\mathcal{G}_0^3\theta_0^3 - 0.005\mathcal{G}_0^3\theta_0^5),$$

$$I_{6-4-2} = (0.063\mathcal{G}_0\theta_0^2 + 0.026\mathcal{G}_0\theta_0^4 + 0.01\mathcal{G}_0\theta_0^6 + 0.002\mathcal{G}_0\theta_0^8 - 0.007\mathcal{G}_0^3\theta_0^2 - 0.003\mathcal{G}_0^3\theta_0^4 - 0.001\mathcal{G}_0^3\theta_0^6),$$

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

$$C_{P6-5} = 2\pi D_5 \left[(Sh_0)^2 \alpha_0 \mathcal{G}_0 \right] \left[I_{6-5-1} + \theta_0 I_{6-5-2} - \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 X^2}{\alpha_0} I_{6-5-3} \right],$$

$$I_{6-5-1} = (0.125\mathcal{G}_0\theta_0 + 0.021\mathcal{G}_0\theta_0^3 + 0.005\mathcal{G}_0\theta_0^5 - 0.01\mathcal{G}_0^3\theta_0 - 0.002\mathcal{G}_0^3\theta_0^3),$$

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

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

$$C_{P6-6} = 2\pi D_6 \left[(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 \right] I_{6-6},$$

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

$$C_{P6-7} = 2\pi D_7 \left[-(Sh_0)^4 \mathcal{G}_0^3 \right] I_{6-7},$$

$$I_{6-7} = I_{6-3-2}.$$

$$C_{P6-8} = 2\pi D_8 \left[(Sh_0)^4 \mathcal{G}_0^2 X^2 \right] \left[I_{6-8-1} - 2\alpha_0 I_{6-8-2} - 2\alpha_0 \theta_0 I_{6-8-3} \right],$$

$$I_{6-8-1} = \left(0.375 \mathcal{G}_0 \theta_0 - 0.209 \mathcal{G}_0 \theta_0^3 + 0.013 \mathcal{G}_0 \theta_0^5 - 0.012 \mathcal{G}_0 \theta_0^7 - 0.052 \mathcal{G}_0^3 \theta_0 + 0.031 \mathcal{G}_0^3 \theta_0^3 - 0.002 \mathcal{G}_0^3 \theta_0^5 \right),$$

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

$$I_{6-8-3} = \left(0.063 \mathcal{G}_0 \theta_0 - 0.007 \mathcal{G}_0 \theta_0^3 - 0.026 \mathcal{G}_0^3 \theta_0 + 0.003 \mathcal{G}_0^3 \theta_0^3 + 0.002 \mathcal{G}_0^5 \theta_0 \right).$$

$$C_{P6-9} = \left[(Sh_0)^4 \mathcal{G}_0^2 X \right] \left[I_{6-9-1} - \alpha_0 I_{6-9-2} - \alpha_0 \theta_0 I_{6-9-3} \right],$$

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

$$I_{6-9-2} = I_{6-3-2},$$

$$I_{6-9-3} = I_{6-8-3}.$$

$$C_{P6-10} = 2\pi D_{10} \left[(Sh_0)^4 \mathcal{G}_0^2 \right] I_{6-10-1},$$

$$I_{6-10-1} = I_{6-8-1}.$$

Формулы для чисто линейных и угловых колебаний крыла имеют вид:

Для линейных колебаний ($\vartheta = 0$)

$$C_{T5-1} = -2\pi D_1 \left[\frac{\alpha_0^2}{2} \right] (1 + 0.75\alpha_0^2 - 0.1563\alpha_0^4),$$

$$C_{T5-2} = C_{T5-3} = C_{T5-4} = C_{T5-5} = C_{T5-6} = C_{T5-7} = C_{T5-9} = C_{T5-10} = 0.$$

$$C_{T5-8} = -2\pi D_8 \left[\frac{(Sh_0)^4 \alpha_0^2}{2} \right] (1 + 0.5\alpha_0^2 + 0.3332\alpha_0^4 + 0.1041\alpha_0^6 + 0.0086\alpha_0^8),$$

$$C_{P6} = 0$$

Для угловых колебаний ($\theta = 0$)

$$C_{T5-1} = -2\pi D_1 \left[\frac{(Sh_0)^2 X^2}{2} (\vartheta_0^2 - 0.125\vartheta_0^4 + 0.0052\vartheta_0^6) + 0.5\alpha_0^2 - 0.1875\alpha_0^2\vartheta_0^2 + 0.013\alpha_0^2\vartheta_0^4 \right],$$

$$C_{T5-2} = -2\pi D_2 \left[\frac{(Sh_0)^2 \vartheta_0^2 X}{2} \right] (1 - 0.125\vartheta_0^2).$$

$$C_{T5-3} = -2\pi D_3 \left[-\frac{(Sh_0)^2 \alpha_0 \mathcal{G}_0}{2} \right] (1 - 0.375 \mathcal{G}_0^2 + 0.026 \mathcal{G}_0^4),$$

$$C_{T5-4} = -2\pi D_4 \left[\frac{(Sh_0)^2 \alpha_0 \mathcal{G}_0^3 X}{8} \right],$$

$$C_{T5-5} = -2\pi D_5 \left[\frac{(Sh_0)^2 \alpha_0 \mathcal{G}_0}{2} \right] (1 - 0.125 \mathcal{G}_0^2),$$

$$C_{T5-6} = -2\pi D_6 \left[\frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2}{2} \right] (1 - 0.125 \mathcal{G}_0^2),$$

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

$$C_{T5-8} = -2\pi D_8 \left[\frac{(Sh_0)^4}{2} \right] \left[(\alpha_0^2 - 0.125 \alpha_0^2 \mathcal{G}_0^2) + (Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 X^2 - 0.375 (Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^4 X^2 \right],$$

$$C_{T5-9} = -2\pi D_9 \left[\frac{(Sh_0)^4 \mathcal{G}_0^2 X}{2} \right],$$

$$C_{T5-10} = -2\pi D_{10} \left[\frac{(Sh_0)^4 \mathcal{G}_0^2}{2} \right] (1 - 0.375 \mathcal{G}_0^2),$$

$$C_{P6-1} = 2\pi D_1 \left[(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^3 X^2 \right] \left[2\alpha_0 (0.125 - 0.042 \mathcal{G}_0^2 + 0.003 \mathcal{G}_0^4) \right],$$

$$C_{P6-2} = 2\pi D_2 \left[(Sh_0)^2 \alpha_0 \mathcal{G}_0^2 X \right] (0.125 \mathcal{G}_0 - 0.042 \mathcal{G}_0^3 + 0.003 \mathcal{G}_0^5),$$

$$C_{P6-3} = 2\pi D_3 \left[-(Sh_0)^4 \mathcal{G}_0^3 X^2 \right] (0.125 \mathcal{G}_0 - 0.042 \mathcal{G}_0^3 + 0.003 \mathcal{G}_0^5),$$

$$C_{P6-4} = 2\pi D_4 \left[-(Sh_0)^4 \mathcal{G}_0^3 X^3 \right] (0.125 \mathcal{G}_0 - 0.042 \mathcal{G}_0^3 + 0.003 \mathcal{G}_0^5),$$

$$C_{P6-5} = 2\pi D_5 \left[-(Sh_0)^4 \mathcal{G}_0^3 X^2 \right] (0.125 \mathcal{G}_0 - 0.042 \mathcal{G}_0^3 + 0.003 \mathcal{G}_0^5),$$

$$C_{P6-6} = 0,$$

$$C_{P6-7} = 2\pi D_7 \left[-(Sh_0)^4 \mathcal{G}_0^3 \right] (0.125 \mathcal{G}_0 - 0.042 \mathcal{G}_0^3 + 0.003 \mathcal{G}_0^5),$$

$$C_{P6-8} = 2\pi D_8 \left[-2\alpha_0 (Sh_0)^4 \mathcal{G}_0^2 X^2 \right] (0.125 \mathcal{G}_0 - 0.042 \mathcal{G}_0^3 + 0.003 \mathcal{G}_0^5),$$

$$C_{P6-9} = 2\pi D_9 \left[-\alpha_0 (Sh_0)^4 \mathcal{G}_0^2 X \right] (0.125 \mathcal{G}_0 - 0.042 \mathcal{G}_0^3 + 0.003 \mathcal{G}_0^5),$$

$$C_{P6-10} = 0,$$

Полученные формулы могут быть использованы при проектировании плавниковых движителей.

4. Исследование временных сдвигов слуховых порогов (TTS) после воздействия интенсивного шумового сигнала у представителя зубатых китообразных – кита белухи.

4.1. Постановка задачи

Интенсивное освоение человеком морей и океанов делает все более актуальным вопрос о влиянии антропогенных факторов на морскую фауну. В последние годы резко возросло внимание к проблеме влияния антропогенных шумов на поведение и физиологию морских млекопитающих, в частности, влияния интенсивных звуковых сигналов на характеристики слуха китообразных. Интенсивные звуки могут вызывать у китообразных временный сдвиг (повышение) слуховых порогов (по общепринятой терминологии *temporary threshold shift*, TTS) и даже приводить к частичной или полной потере слуха (*permanent threshold shift*, PTS). Основное внимание исследователей обращено на определение пороговой интенсивности звуков, вызывающих временный сдвиг слуховых порогов (TTS), и изучение зависимости TTS от параметров акустической стимуляции. Эти сведения позволят прогнозировать интенсивности, при которых могут возникнуть постоянные, необратимые изменения слуха. Такие исследования имеют как фундаментальное, так и практическое значение, так как позволят сформулировать требования к допустимому уровню шумов, производимых при хозяйственной деятельности в районах обитания китообразных.

Несмотря на интерес к проблеме влияния антропогенных шумов на слух морских млекопитающих, реальных данных, позволяющих сделать конкретные выводы, пока еще явно недостаточно. Проведенные работы пока малочисленны, данные отрывочны и получены с применением разных методических подходов. Проблема не только в

сложности проведения точных измерений сдвигов слуховых порогов у этих животных, но и в неполноте данных о специфике механизмов слухового анализа у китообразных.

Цель данного проекта - исследование временных сдвигов слуховых порогов (TTS) после воздействия интенсивного шумового сигнала у представителя зубатых китообразных – кита белухи. Для измерения чувствительности слуха белухи запланировано применение метода, основанного на регистрации суммарных вызванных потенциалов головного мозга животного. В отличие от поведенческих экспериментов, такой подход позволяет в хорошо контролируемых акустических условиях точно и быстро определять слуховые пороги.

4.2. Методика

Эксперименты проведены на молодом самце кита белухи (*Delphinapterus leucas*) на Утришской морской станции Института проблем экологии и эволюции РАН. Животное на время проведения эксперимента (2-3 часа) помещалось в экспериментальную ванну, наполненную морской водой. На плавучесть животное поддерживалось акустически прозрачными носилками, таким образом, чтобы дыхало и часть дорзальной поверхности тела были над поверхностью воды. Вызванную электрическую активность слуховых центров мозга белухи регистрировали неинвазивным способом, с помощью дисковых электродов (1 см в диаметре), вмонтированных в латексные присоски. С помощью присосок электроды крепили к поверхности тела животного: активный электрод в 7-9 см каудальнее дыхала и индифферентный электрод в области спинного плавника. Оба электрода располагались над поверхностью воды. Электрическая активность усиливалась в полосе частот 200 – 5000 Гц, оцифровывалась с помощью платы DAQ-6062E (National Instruments) и передавалась на компьютер для дальнейшей обработки. Для выделения ответа из шума проводилась процедура синхронного накопления.

Звуковые стимулы, с помощью которых тестировалась чувствительность слуха белухи, представляли собой серии тональных посылок. Каждая серия содержала 16 посылок с частотой следования 1000/сек. Несущая частота тональных посылок была равна 45 кГц. Каждая посылка содержала 8 циклов несущей частоты, огибающая каждой посылки представляла собой один период косинусоиды. Как показали наши предыдущие исследования, подобные серии тональных посылок существенно эффективнее вызывают ритмические биоэлектрические реакции (потенциалы следования огибающей), чем узкополосные синусоидально модулированные тональные стимулы.

В качестве подавляющего звукового стимула использовался полуоктавный полосовой шум. И тестовый стимул, и подавляющий шум синтезировались с частотой дискретизации 512 кГц и конвертировались в аналоговую форму с помощью платы DAQ-6062E. Звуковые сигналы усиливались и через аттенюатор предъявлялись животному через пьезокерамические излучатели ITC-1032 (International Transducer Corporation) или V&K 8104 (Briel & Kjaer). Параметры излучаемых сигналов контролировались с помощью измерительного гидрофона V&K 8103.

4.3. Результаты

На Рис. 15 представлены потенциалы следования огибающей, полученные в ответ на стимулы различной интенсивности (от 45 до 70 дБ относительно 1 мкПа) до воздействия угнетающего шума. Для выделения ответа усреднялся 20-мс отрезок электрической активности, начиная с момента включения серии посылок. Фрагмент записи длительностью 12 мс – с 8 по 20 мс – после включения стимула – подвергался процедуре преобразования Фурье для получения частотного спектра ответа. По величине спектрального пика на частоте 1 кГц (частота следования тональных посылок) оценивали амплитуду ответа. Уменьшение интенсивности звукового сигнала вело к падению

амплитуды ответа и соответствующему уменьшению амплитуды спектрального пика на частоте 1 кГц. В приведенном случае, для стимула с несущей частотой 45 кГц, значение порога лежит между 45 и 50 дБ относительно 1 мкПа.

Относительно большая амплитуда ответов позволяла определять порог ответа непосредственно по ходу эксперимента. Для этого интенсивность стимула, начиная с заведомо надпороговых значений, уменьшалась с шагом 5 дБ. Критерием наличия реакции было наличие спектрального пика на частоте 1 кГц, по амплитуде более чем в два раза превышающего амплитуду других спектральных компонентов в диапазоне от 0.75-1.25 кГц. При достижении порога (исчезновении спектрального пика на частоте 1000 Гц), интенсивность стимула повышалась на 5 дБ, при наличии реакции снижалась на 5 дБ. Такая процедура (адаптивное варьирование интенсивности стимула) приводила к околопороговым значениям интенсивности. Учитывались интенсивности стимула в точках реверсии (переход от понижения интенсивности к повышению и обратно). За значение порога в данный момент времени принималось среднее значение между двумя интенсивностями в соседних точках реверсии.

С использованием описанной процедуры были измерены сдвиги слуховых порогов после предъявления подавляющего шума и в процессе восстановления слуховой чувствительности. Для этого перед каждым предъявлением шума определяли фоновый слуховой порог. Затем животному предъявляли подавляющий шум. Ширина спектра шумовой посылки составляла 0.5 октавы. Центральная частота шума могла быть на 0.5 октавы выше частоты тестового сигнала(+0.5), совпадать с частотой тестового стимула (0), и быть ниже частоты теста на 0.5 октавы (-0.5) или 1 октаву (-1). Использованы интенсивности подавляющего шума 140, 150 и 160 дБ относительно 1 мкПа. Длительность подавляющего шума была 1 мин, 3 мин, 10 мин и 30 мин.

Наиболее выраженное падение слуховой чувствительности (повышение порогов) наблюдается при центральной частоте подавляющего шума на 0.5 октавы ниже частоты

тестового стимула. При интенсивности шума 140 дБ сдвиг порога был незначительным и трудно поддавался количественной оценке. При интенсивности шума 150 и 160 дБ наблюдалось существенное повышение порогов слуховой чувствительности. Величина повышения порога и длительность восстановления зависели как от интенсивности шума, так и от его длительности.

На Рис. 16А представлены графики изменения порога на частоте 45 кГц. после предъявления полуоктавного подавляющего шума с центральной частотой 32 кГц и интенсивностью 160 дБ относительно 1 мкПа. Шум вызывал значительное временное повышение порога. Процесс восстановления порога проходил две стадии: быструю – резкое снижение порогов в первые минуты после окончания действия шума; медленную – порог постепенно снижается до фоновых значений на данной частоте. Медленная фаза проявлялась при длительности действия шума 10 и 30 мин.

На Рис. 16Б представлены зависимости сдвига порога, замеренного в первую минуту после окончания действия подавляющего шума, и времени восстановления порога от длительности шумового воздействия. Сдвиги порога возрастали по мере увеличения длительности экспозиции, от 15 дБ при экспозиции 1 мин до 40 дБ при экспозиции 30 мин (рис. 16Б, 1). Такие большие сдвиги порогов при относительно небольшой интенсивности шума (160 дБ) удалось получить благодаря возможности оперативного измерения порогов уже в первую минуту после окончания действия подавляющего шума. Величину сдвигов порогов в первую минуту удалось получить на китообразных впервые.

Время восстановления порогов (рис. 16Б, 2) практически линейно зависело от времени действия шума. Время восстановления возрастало от 11,2 минут при действии шума в течение 1 минуты до 113,9 минут при действии шума в течение 30 минут.

Таким образом, выявлено значительное уменьшение чувствительности слуховой системы кита белухи в первые минуты после действия подавляющего шума. Сдвиг порога на величину 40 дБ впервые показан у китообразных при относительно небольших

интенсивностях шума (160 дБ). В большинстве выполненных ранее работ, как поведенческих, так и электрофизиологических, сдвиги порогов определялись при больших временных интервалах и, соответственно, больших интенсивностях подавляющих сигналов. Предложенная методика оперативного определения слуховых порогов позволила исследовать процессы воздействия звуковых сигналов на слуховую систему животного при относительно небольших интенсивностях, что существенно уменьшает риск необратимых изменений в слуховой системе.

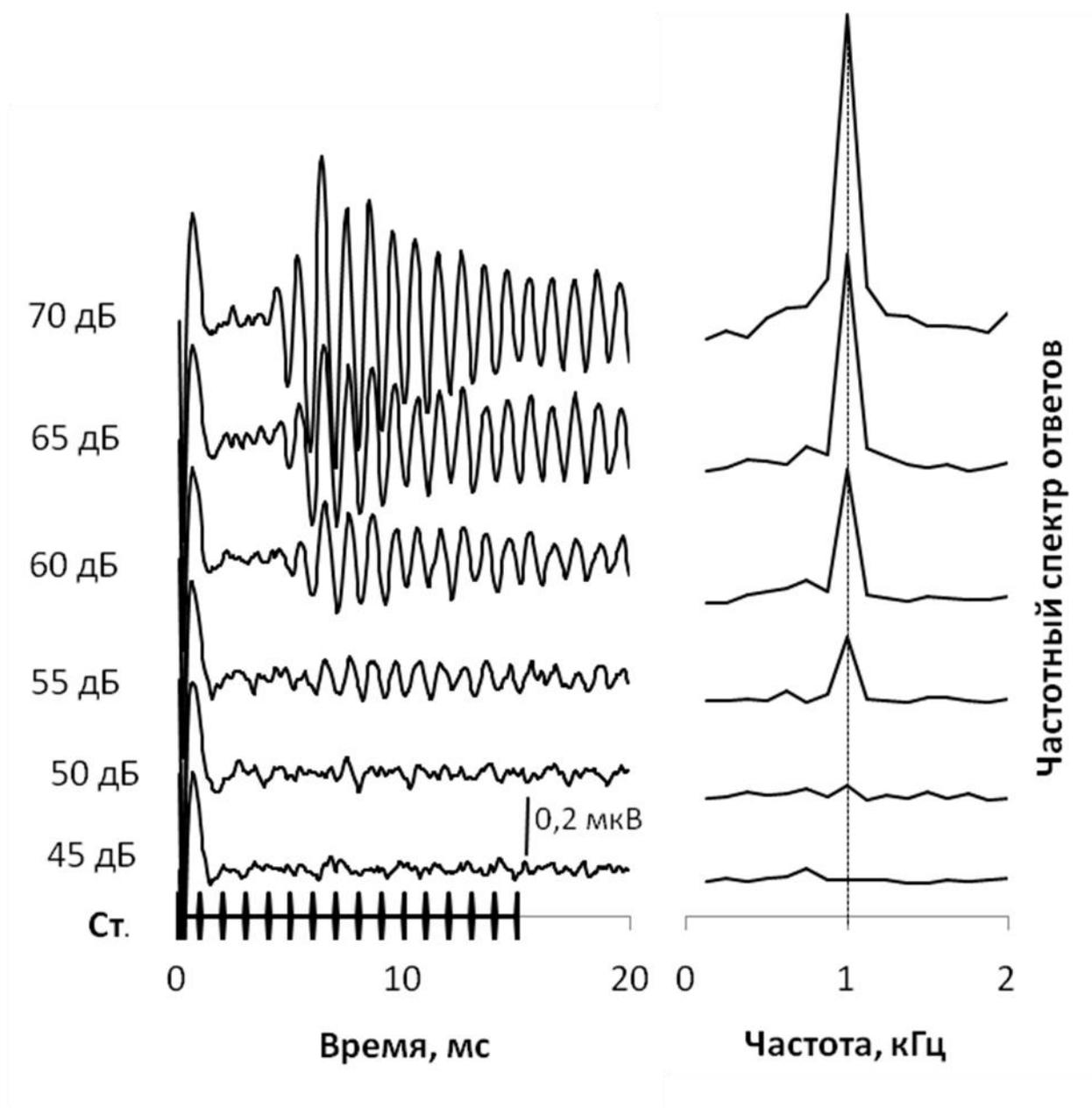


Рис. 15. Потенциалы следования огибающей в ответ на тестовый стимул. Слева – осциллограммы ответов, справа – частотные спектры. Уровни стимулов (дБ относительно 1 мкПа) указаны рядом с ответами. Ст - огибающая стимула. Вертикальная пунктирная линия обозначает спектральный пик на частоте следования тональных посылок – 1 кГц.

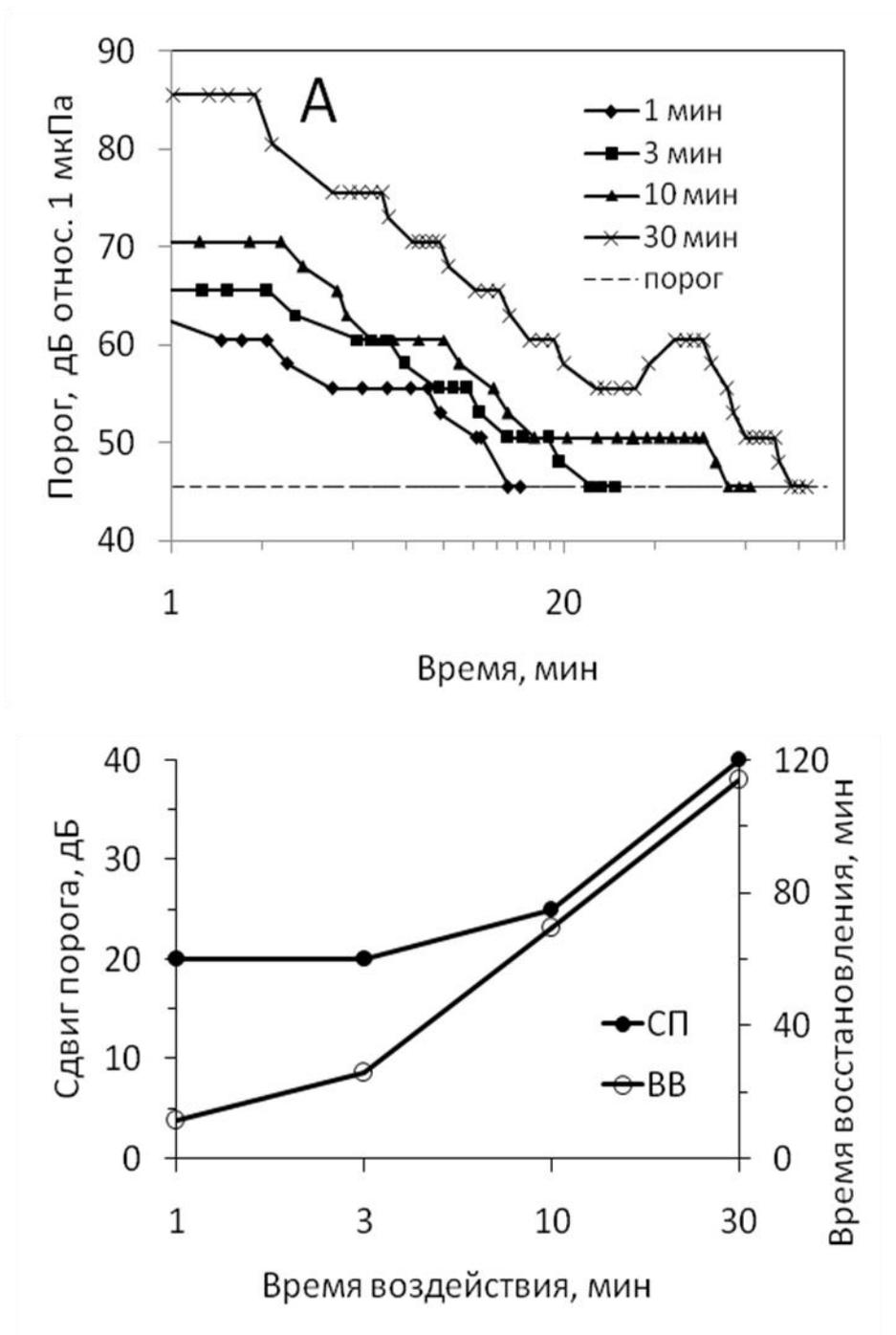
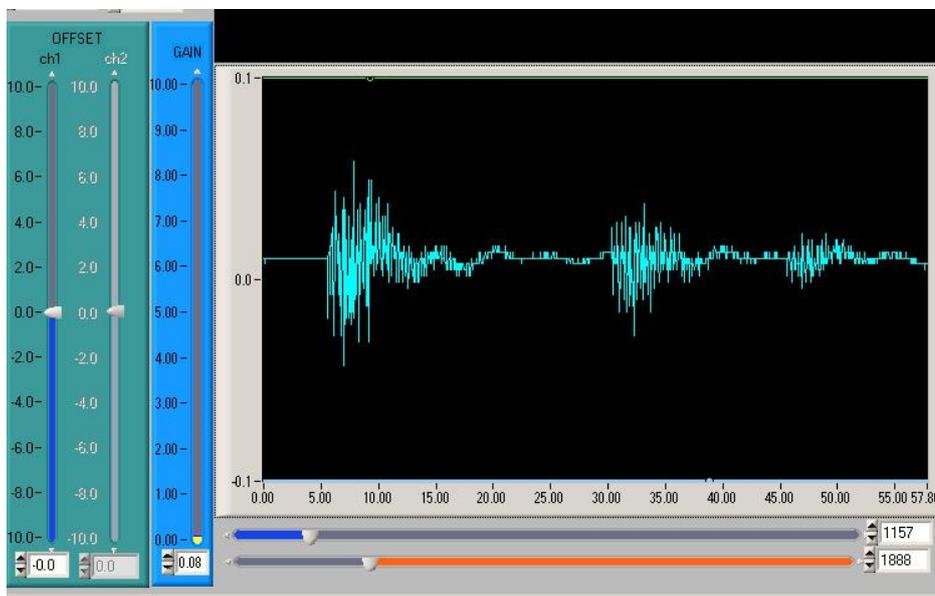


Рис. 16. А. Временный сдвиг порогов на частоте 45 кГц и их восстановление после окончания предъявления подавляющего полуоктавного шума с центральной частотой 32

кГц при четырех длительностях подавляющего шума – 1, 3, 10 и 30 мин. Абсцисса – время после окончания действия подавляющего шума, ордината – порог, параметр – длительность воздействия шума. Пунктирная линия – фоновый порог на частоте 45 кГц. Б. Зависимость максимального сдвига порога (СП, шкала слева) и времени восстановления порога (ВВ, шкала справа) от длительности подавляющего шума.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые осуществлена регистрация акустических сигналов у рыбы-жабы *Allenbatrachus grunnicus* (см. Рис.). Зарегистрированы сигналы, по крайней мере, двух



типов – одиночные залпы «ворчания» и серии акустических залпов.

На звездочетах *Uranoscopus bicinctus* проведены длительные (более 2-х суток) видеонаблюдения, синхронные с аппаратурной записью разрядов и впервые описаны элементы охотничьего поведения этих рыб.

Получены расчетные формулы для оценки индуктивного сопротивления плоского жесткого крыла при гармоническом изменении углов наклона и атаки. Полученные формулы могут быть использованы при проектировании плавниковых движителей.

Выявлено значительное уменьшение чувствительности слуховой системы кита белухи в первые минуты после действия подавляющего шума. Сдвиг порога на величину 40 дБ впервые показан у китообразных при относительно небольших интенсивностях шума (160 дБ). В большинстве выполненных ранее работ, как поведенческих, так и электрофизиологических, сдвиги порогов определялись при больших временных интервалах и, соответственно, больших интенсивностях подавляющих сигналов.

Предложенная методика оперативного определения слуховых порогов позволила исследовать процессы воздействия звуковых сигналов на слуховую систему животного при относительно небольших интенсивностях, что существенно уменьшает риск необратимых изменений в слуховой системе.

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, Орлов А.А., Голубцов. А.С. (2008). Электрические разряды африканских сомов *Clarias anguillaris* и *Heterobranchus longifilis*. // ДАН, , т. 418, № 2, стр. 274–276.
3. Bass A.H. (1985) Sonic motor pathways in teleost fishes: a comparative HRP study.//*Brain Behav. Evol.*, 27: 115-131.
4. Bass A.H. (1986). Electric Organ Revisited: Evolution of a Vertebrate Communication and Orientation Organ”, in *Electroreception*, Ed. by T. H. Bullock and W. Heiligenberg Wiley, New York, , pp. 13—70.
5. 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.
6. Bennett M. V. L. (1970). Comparative Physiology: electric organs.// *Ann. Rev. Physiol.* . V.32. P. 471-528.
7. Bone Q. (1970). Muscular innervation and fish classification // *Symp. Intern. Zoofil.1st. Univ. Salamanca.*. P. 369-377.
8. Crawford J.D. and Xiaofeng Huang. (1999). Communication signals and sound production mechanisms of mormyrid electric fish. // *The Journal of Experimental Biology* 202, 1417–1426
9. Deffenbaugh M., Dewar H., Thurmond G., Lashkari K. and B.A.Block. (1999). Development of an acoustic telemetry tag for monitoring electromyograms in free-swimming fish.// *The Journal of Experimental Biology* 202, 2693–2699
10. Fetcho J. R. (1986). A review of the organization and evolution of motoneurons innervating the axial musculature of vertebrates.// *Brain Research Rev.* N.Y.: Elsevier,.V.12 N3.P.243-480.
11. Fish M. P. (1954) Character and significance of sound production among fishes of the western North Atlantic. *Bull Bing Ocean Coll* 14:1–109
12. Gray G.A., Winn H.E. (1961) Reproductive ecology and soundproduction of the toadfish *Opsanus tau*. *Ecology* 28:274–282

13. 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.
14. Hidaka K., Toida N. (1959). Biophysical and mechanical properties of red and white muscle fibers in fish. // *J. Physiol. Lond.* V. 201. P. 49-59.
15. Maruska K. P. & Allen F. Mensinger (2009). Acoustic characteristics and variations in grunt vocalizations in the oyster toadfish *Opsanus tau*. // *Environ Biol Fish* 84:325–337
16. Mikhailenko, N.A. (1973) Organ of sound formation and electrogeneration in the Black Sea stargazer (*Uranoscopidae*). *Zool. Zh.*, 52: 1353-1359.
17. Patterson J.M., Zakon H.H. (1996). Differential Expression of Proteins in Muscle and Electric Organ, a Muscle Derivative. // *J. of Compar. Neurol.* V. 370.N.3.P.367-376.
18. Rome, L. C., Syme, D. A., Hollingworth, S., Lindstedt, S. L. and Baylor, S. M. (1996). The whistle and the rattle: The design of sound producing muscles. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 93, 8095–8100.
19. Young S. and L.C. Rome. (2001). Mutually exclusive muscle designs: the power output of the locomotory and sonic muscles of the oyster toadfish (*Opsanus tau*). // *Proc. R. Soc. Lond. B*, 268, 1965-1970.
20. Пушков С.Г., Е.В. Романенко, В.Н. Лопатин. (2009) Индуктивное сопротивление жесткого крыла // *Успехи современной биологии*. Т. 129. №1. С. 105-114.