

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

«30» ноября 2012 г.

ОТЧЕТ

О НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЙ РАБОТЕ

По Программе фундаментальных исследований Президиума РАН № 23

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

Проект «Изучение акустики, гидродинамики дельфинов, систем электроориентации
рыб». (годовой)

Руководитель проекта

Академик

Д.С. Павлов

МОСКВА 2012

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 64 с., 1 кн., 12 рис., 22 источника

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

Объектом исследования являются дельфины и рыбы. Цель работы – исследование акустических и движительных способностей дельфинов, а также электролокационных и коммуникационных способностей морских рыб. Проведено аналитическое сравнение систем тонических (а с морфологической точки зрения – ампулированных) и фазных (бугорковых) электрорецепторов морских и пресноводных слабоэлектрических рыб. Оба класса рецепторов включены в систему обработки электрокоммуникационных сигналов рыб и эффективным стимулом для каждого из них является разность потенциалов на сенсорном эпителии. Ампулярные рецепторы участвуют главным образом в системе обнаружения внешних электрических полей, не связанных своим происхождением с работой электрических органов (так называемая пассивная электроориентация), в то время как бугорковые – в системе активной электролокации. Анализ как морфологических, так и функциональных различий в системах этих двух классов электрорецепторов показывает, что их чувствительность к слабым электрическим полям определяется способами их иннервации и механизмами кодирования поступающей информации. Именно высокоразвитая и исключительно точная «настройка» электрорецепторов на амплитудные и частотные характеристики электрических сигналов обеспечивает слабоэлектрическим рыбам выполнение уникальных электролокационных и коммуникационных функций.

Разработана методика, позволяющая с высоким временным разрешением отслеживать изменения чувствительности слуха китообразных (сдвиги слуховых порогов). Разработанная методика основана на применении метода неинвазивной регистрации

слуховых вызванных потенциалов в сочетании с тест-сигналами в виде ритмических серий коротких тональных посылок.

Получены расчетные формулы для оценки гидродинамических сил, производимых жестким плоским крылом, при произвольном фазовом сдвиге между линейными и угловыми колебаниями. Полученные формулы могут быть использованы при проектировании плавниковых движителей.

Обозначения и сокращения

ППП- постоянное повышение порога,

ВПП- временное повышение порога,

СВП- слуховой вызванный потенциал,

ВСП- временной сдвиг порога

КСВП -коротколатентный слуховой вызванный потенциал (

TTS -временные сдвиги слуховых порогов

СОДЕРЖАНИЕ

	ВВЕДЕНИЕ	7
	ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ	8
1.	Исследование электрорецепторных систем рыб	8
1.1.	Обзор литературы	8
1.2	Морфологическое разделение электрорецепторов	12
	на ампулированные и бугорковые:	
1.2.1	Ампулированные электрорецепторы	12
1.2.2	Бугорковые электрорецепторы	19
2.	Исследование слуховых порогов китообразных	23
2.1.	Постановка задачи	23
2.2	Условия экспериментов	26
2.3	Тестирование слуховой чувствительности	27
2.4	Шумовое воздействие для вызова ВСП	29
2.5	Аппаратура	30
2.6	Регистрация КСВП и измерение слуховых порогов	30
2.7	Опробование методики	32
3	Гидродинамические силы, развиваемые плоским жестким крылом при произвольном фазовом сдвиге между линейными и угловыми колебаниями	35
3.1	Постановка задачи	36
3.2	Тяга крыла	41
3.3.	Пересчет коэффициентов вращательных производных к центру крыла	45
3.4	Расчетные формулы для тяги	46
	ЗАКЛЮЧЕНИЕ	60
	СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	62

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. Исследование электрорецепторных систем рыб

1.1. Обзор литературы

Многообразие и развитие сенсорных систем животных во многом определяются их средой обитания. Водные и наземные животные обладают различными типами рецепторов, участвующих в восприятии разнообразных внешних раздражителей. При этом ограничения на возникновение и развитие сенсорных систем той или иной модальности связаны с физическими различиями между водой и воздухом. Электрическая проводимость воды позволила эволюционировать исключительно у водных животных совершенно уникальной системе восприятия электрических полей.

Низшие позвоночные животные - акулы, скаты, некоторые костистые рыбы способны реагировать на очень слабые электрические сигналы абиотического и биотического происхождения. Сенсорным стимулом в этом случае служит электрическая энергия, активизирующая специализированные воспринимающие структуры («*электрорецепторы*»), расположенные в коже этих животных. Параллельно в некоторых семействах хрящевых и костистых рыб также эволюционировала способность производить собственные электрические поля, которые используются либо в качестве оружия нападения и защиты (у так называемых сильноэлектрических рыбы), либо в электрокоммуникационных и локационных целях (рыбы слабоэлектрические). Следует отметить, что воспринимающие электрические сигналы структуры могут работать в двух основных режимах – обнаружение внешних полей в пассивном образом (пассивная электрорецепция) или/и в режиме активного зондирования окружающей среды

собственными электрическими сигналами с одновременной обработкой получаемой информации в центральных нервных структурах.

Исследования структур, воспринимающих электрические поля и особенностей поведения животных, обладающих подобными структурами – относительно молодая область сенсорной физиологии и этологии. Следует отметить, что до начала прошлого столетия термин *электрорецепция* вообще не существовал, хотя факты воздействия электричества на животных, в том числе и на человека, накапливались с глубокой древности. В первую очередь это относится к наблюдениям древних о поражающих свойствах «таинственного удара» таких рыб, как электрический угорь (*Electrophorus electricus*, Южная Америка), электрический сом (*Malapterurus electricus*, Африка) и морские скаты *Torpedo*. Электрические разряды, генерируемые этими рыбами, применялись как форма электротерапии для снятия боли при разнообразных болезнях, включая головную боль и подагру. Однако, физическая природа и биологическое происхождение этих ударов оставались неясными в течение последующих 2000 лет.

Интерес к сильноэлектрическим рыбам привлекал выдающихся ученых самых разнообразных специальностей – физиков (Франклин, 1759; Джон Уолш, 1773; Майкл Фарадей, 1865), морфологов (Джон Хантер, Николай Бабухин, Дюбуа Раймонд (*Du Bois-Reymond*), физиологов – Бурдон-Сандерсон, Готч) и т.д. В этот список могут быть включены еще десятки выдающихся ученых прошедших столетий (см. обзоры: (*Bullock & Heiligenberg* (eds), 1986; *Moller*, 1995).

К середине 18-го столетия физическая природа разрядов сильноэлектрических рыб была твердо установлена. Однако приблизительно в это же время начались интенсивные исследования еще одной проблемы, связанной с биэлектrogenезом. Дело в том, что еще в начале 18-го века усилиями в основном немецких морфологов, были описаны так называемые «псевдоэлектрические» органы, обнаруженные у представителей некоторых рыб Южной Америки и африканского континента. Само название возникло в связи с

удивительной схожестью обнаруженных структур с электрическими органами *Torpedo* и электрического угря *Electrophorus* – регулярные столбики особых дифференцированных клеток. Поскольку ко времени открытия «псевдоэлектрических рыб» техника регистрации слабых электрических полей отсутствовала, то их существование представляло собой существенную проблему для эволюционных биологов. Даже когда в середине 19-века впервые было показано, что вблизи этих рыб действительно обнаруживается, хотя и слабый, но подлинный электрический разряд (Robin, 1865; Babuchin, 1877, см. Moller и Fritsch, 1993), проблема оставалась неразрешимой. Стало очевидно, что столь слабые разряды не могут использоваться в качестве орудия нападения либо нести оборонительную функцию, как это имеет место у рыб сильноэлектрических. Естественным образом в дополнение к эволюционным загадкам происхождения слабоэлектрических рыб возник вопрос о биологическом назначении разрядов их электрических органов.

По одной из версий псевдоэлектрические органы рыб атрофированы (рудиментарны) (Du Bois-Reymond 1884) и не могут обслуживать какие либо значимые для животного функции. С другой стороны Ч. Дарвин, посвятив трудностям естественного отбора, связанным с существованием слабоэлектрических рыб, целый раздел своего труда, полагал, эти рыбы, возможно, являются «переходной формой» в эволюции сильноэлектрических рыб (Darwin, C.: 1897, *On the Origin of Species*, (6th ed.), D. Appleton and Company, New York, цит. по: (Moller, 1995). Научная литература того времени изобилует публикациями, поддерживающими ту или иную гипотезу. Однако параллельно с исследованиями генерации слабых электрических сигналов рыб стали появляться сообщения о попытках экспериментально обнаружить возможности водных животных чувствовать слабые электрические поля.

В 1891г. Г. Фритч (G.Fritsch) «наблюдал как мормириды (африканское семейство псевдоэлектрических рыб), с большим проворством избегали металлических электродов

при попытке регистрации их сигналов»... ” (Moller и Fritzsich 1993). Им впервые была выдвинута гипотеза о возможной электрочувствительности этих рыб (при соприкосновении металлического электрода с водой возникают так называемые электрические потенциалы «двойного слоя», которые и могут восприниматься животным). Эта гипотеза стала еще более вероятной после того, как Паркер и Ван Хьзен (Parker & van Heusen, 1917) .) показали, что сомы *Ictalurus (Amiurus) nebulosus* способны обнаруживать гальванические токи. В сериях экспериментов они предъявляли ослепленным сомам стержни, изготовленные из стекла, дерева или металла. Оказалось, что рыбы способны обнаруживать металлические стержни на расстоянии, в то время как все остальные – только при касании ими поверхности тела. Авторы также показали, что в зависимости от длины стержня меняется поведение сомов – от простых подходов к нему до нападения и попыток его «грызть». Паркер и Хьзен предположили, что в зависимости от размеров металлических стержней меняется количество гальванического электричества, воспринимаемого сомами, и затем доказали свое предположение, успешно повторив опыты, но уже включая слабые постоянные электрические токи через два электрода, расположенных на противоположных сторонах бассейна с сомами. Любопытно, что авторы интерпретировали свое открытие отнюдь не в терминах обнаружения новой (электросенсорной) модальности. Они предположили, что изменение поведения сомов связано с высокой чувствительностью *вкусовых* рецепторов к электрическому току. Действительно, такого рода рецепторы покрывают значительные области в районе головы сома и в принципе могли бы служить для восприятия электричества. Известно, например, что при прикосновении к языку электродов от батарейки карманного фонаря четко ощущается чувство жжения. Однако, суть проблемы состоит в том, что различия между ЭДС батарейки и потенциалами «двойного слоя» на металлических стержнях в опытах Паркера и Хьзена составляют 3-4 порядка, и, следовательно, в первом случае речь идет о «неспецифической» чувствительности, а во втором – о некоторой новой сенсорной

модальности. Это легко, однако, утверждать в наше время, а в те времена устоявшиеся представления состояли в том, что действие электрического тока по отношению к рецепторам различных модальностей неспецифично - раздражения слухового нерва вызывают шумы в ушах, а прикладывание электродов к области глазного яблока – световые галлюцинации. Кстати, эти положения поддерживались в том числе и выдающимися физиологами своего времени - Дюбуа Раймон (Du Bois-Reymond), в частности, (Bullock & Heiligenberg, 1986).

В дальнейшем поведенческие ответы рыб на слабые электрические поля исследовались уже в Японии, опять же на сомах, но другого вида (*Parasilurus asotus*). Полученные авторами данные о пороговой чувствительности этих рыб к электричеству (до микровольт на сантиметр) позволили авторам уже аргументировано предположить наличие у *Parasilurus asotus* специализированной сенсорной системы, воспринимающей электрические поля в воде (Uzuka, 1934; Kokubo, 1934; Abe, 1935).

1.2 Морфологическое разделение электрорецепторов на ампулированные и бугорковые:

1.2.1 Ампулированные электрорецепторы

Параллельно с поведенческими экспериментами внимание ученых было привлечено к поиску и исследованию собственно воспринимающих слабые поля структур – *электрорецепторов*. Первыми «под подозрение» попали так называемые ампулы Лоренцини, специфические образования, покрывающие поверхность тела хрящевых рыб (акулы, скаты). Ампулы Лоренцини (Lorenzini), впервые обнаруженные этим автором у скатов *Torpedo* в 1678 году, привлекли внимание морфологов и физиологов задолго до появления самого понятия - *электрорецепторы*. Каждый рецептор состоит из длинного

канала, оканчивающегося на поверхности кожи порами и заполненного желе подобным веществом, ведущего к своеобразной колбе (или ампуле), расположенной в эпидермисе.

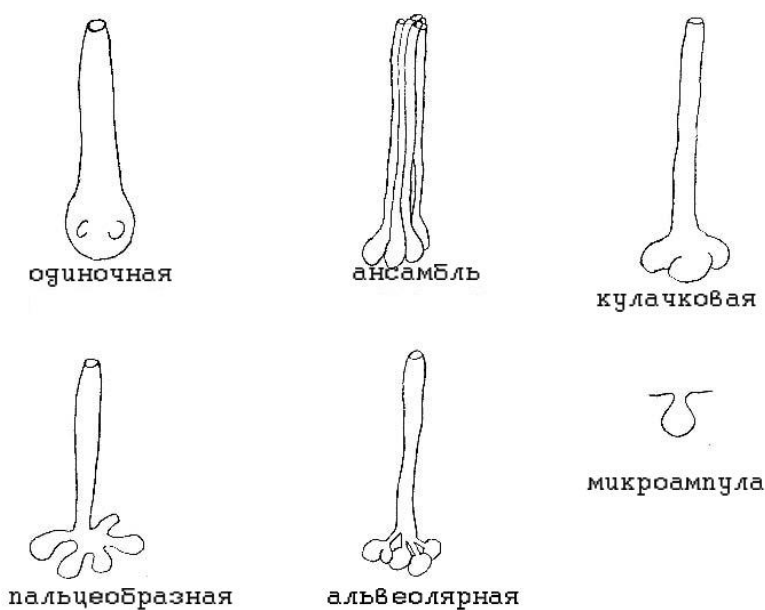


Рис. 1. Типы ампул Лоренцини у некоторых различных селяхий. Масштаб не соблюден.

Судьба сведений об этих образованиях интересна с точки зрения поступательного развития применяемых методов, накопления данных в смежных с биологией областях науки. Так, до начала 19 – го столетия ампулы Лоренцини описывались в учебниках по физиологии как механорецепторы. Развитие электрофизиологических методик позволило А. Сэнду в 1938 году (Sand, 1938) в экспериментально продемонстрировать чрезвычайно высокую чувствительность ампул Лоренцини к изменениям температуры, что на многие последующие годы дало основание считать их единственными физиологически исследованными терморекцепторами.

Названия «механорецепторы» и «терморекцепторы» удерживалось за ампулами вплоть до появления новых экспериментальных данных, показавших высокую чувствительность этих рецепторов к изменению солевого состава омывающих их

жидкостей (Murray 1960, 1962; Loewenstein & Ishiko, 1962). Парадоксально, но Мюррей в объяснении результатов своих экспериментов предположил, что сеть ампул Лоренцини позволяет скатам использовать проводящие свойства воды с целью извлечения информации о ее солености. (Правильное объяснение, как выяснилось в последующих экспериментах, прямо противоположно – изменения химических свойств воды дают животному возможность оценить ее электропроводность). Таким образом, Мюррей, находясь «в шаге» от постулирования новой сенсорной модальности – «электрорецепции» - прошел, подобно Паркеру и Хьзену, мимо этой возможности.

Сведения о пороговой чувствительности этих рецепторов к электрическим полям накапливались и дополнялись в течение нескольких десятилетий. Если в ранних экспериментах с применением электрических полей постоянного тока или полей низких частот менее 10 Гц сообщалось о реакциях акул и скатов на напряженности поля около 1 мкВ/см, то последующие работы Калмэйна по измерению изменений частоты сердцебиений у свободно плавающих скатов выявили реакции на предъявления поля напряженностью 0,1 мкВ/см (Kalmijn, 1982). Наконец, в работах последнего десятилетия (Kajiura & Holland, 2002) сообщается, что акулы способны реагировать на поля напряженностью в 1 нВ/см.

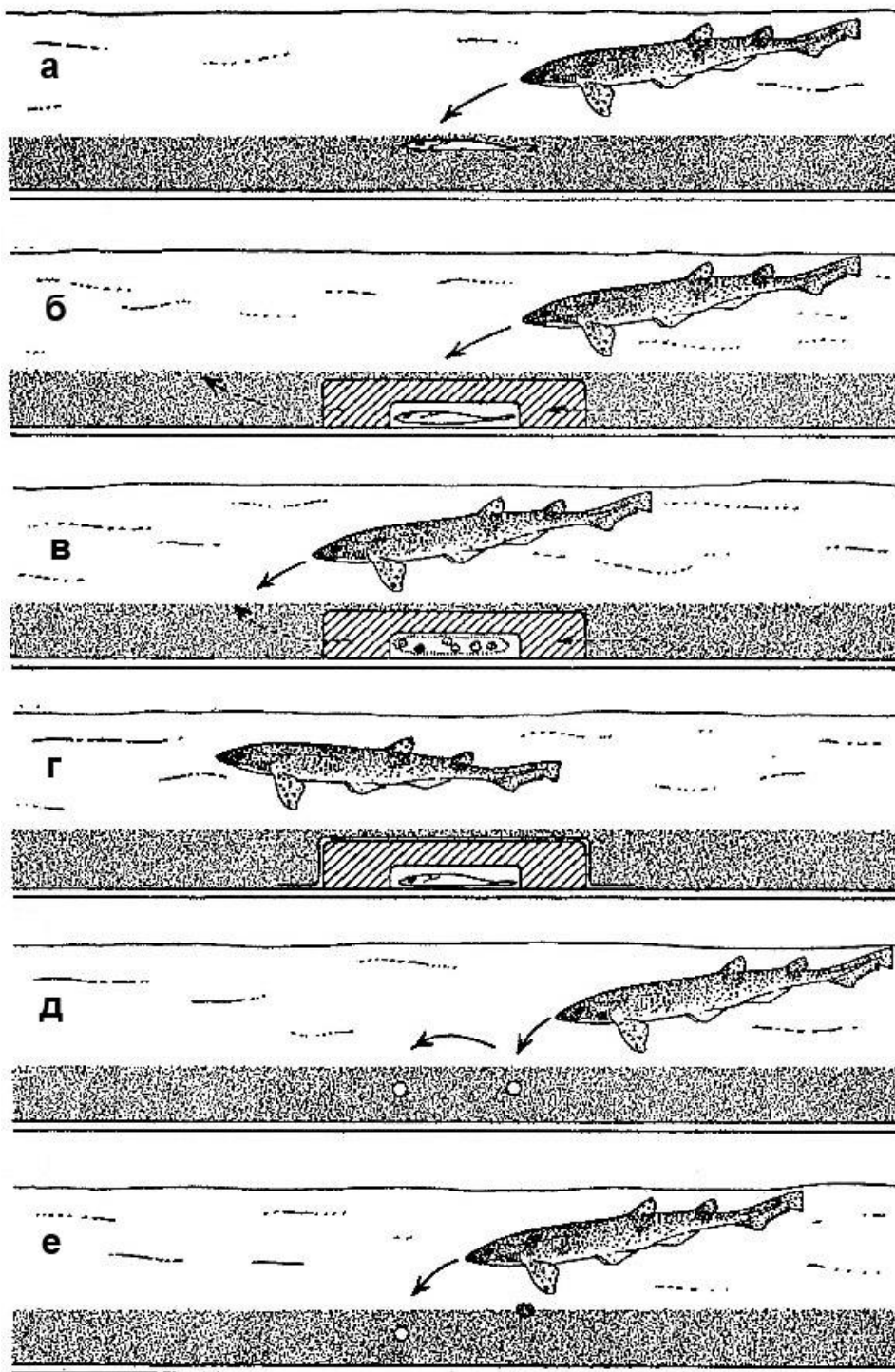


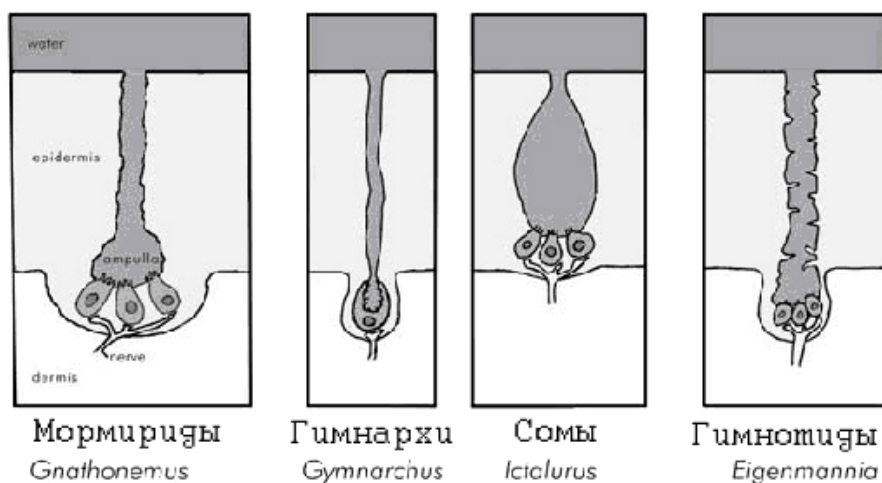
Рис. 2. Пищевая атака акулы на укрытую в песке камбалу - (а) , (б) - камбала помещена в агар-агаровую капсулу, (в) - запах рыбы проходит через агар-агар, (д) – электроды активного диполя в агар-агаре, (е) – отдельный электрод в качестве приманки. На фрагменте (г) агаровая капсула изолирована пластмассовой пленкой. *Сплошные стрелки* указывают на место атаки, *пунктирные* – протекание морской воды. Kalmijn AJ (1971)

Роль сети ампул Лоренцини в пищевом поведении акул и скатов была продемонстрирована Кальэйном (Kalmijn) в серии убедительных экспериментов (Рис. 2). Акулы *Scyliorhinus canicula* содержались в больших экспериментальных бассейнах, где в качестве объектов их питания использовались камбалы небольшого размера *Pleuronectes*. С целью исключения возможного влияния химических, визуальных и механических воздействий на процесс поиска акулой зарытой в песок камбалы были предприняты специальные меры. Было показано, что в случае, когда камбала, помещенная под слоем песка в агар-агаровой капсуле, имеющей проходы для морской воды, атакуется акулой с расстояния около 15 см (Рис. 2-б). Атаки не происходит, если агаровая капсула помещается в пластиковую упаковку (Рис.2-г). Прямое доказательство того, что именно биоэлектрические потенциалы, генерируемые жаберным аппаратом камбалы при дыхании были получены при помещении в песок электрического диполя или моноэлектрода с близкими к натуральным значениям потенциала. Акула привлекается этими полями- имитаторами (Рис.2-д,е).

Морфологическим и физиологическим аналогом ампул Лоренцини оказались (обнаруженные хронологически значительно позже) ампулированные электрорецепторы костистых рыб. Рыбы, обладающие подобного рода рецепторами, не слишком широко представлены в мировой ихтиофауне. Они обнаружены в отряде Osteoglossiformes (семейство Mormyridae с большим числом электрорецепторных видов, семейство Gymnarchidae (один вид), семейство Notopteridae (два электрорецепторных вида - *Xenomystus* и *Papyrocranus*, представители остальных родов – без электрорецепции), отряд Siluriformes (с развитой электрорецепцией у всех изученных видов), отряд Gymnotiformes (множество электрорецепторных семейств и видов). За несколькими исключениями, электрорецепторные костистые являются пресноводными рыбами (Рис.2-4). Характерной

особенностью конструкции ампулярных органов сомов служит короткий (в сравнении с ампулами Лоренцини) ампулярный канал (Рис. 3).

а



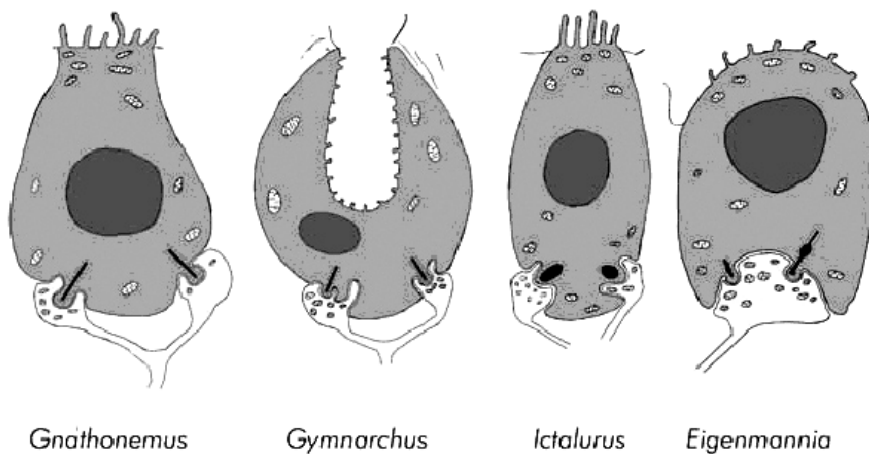
Мормиры
Gnathonemus

Гимнархи
Gymnarchus

Сомы
Ictalurus

Гимношисы
Eigenmannia

б



Gnathonemus

Gymnarchus

Ictalurus

Eigenmannia

Рис. 3. Ампулированные электрорецепторы некоторых пресноводных рыб (а). Сенсорные клетки у представителей 4-х различных родов (б).

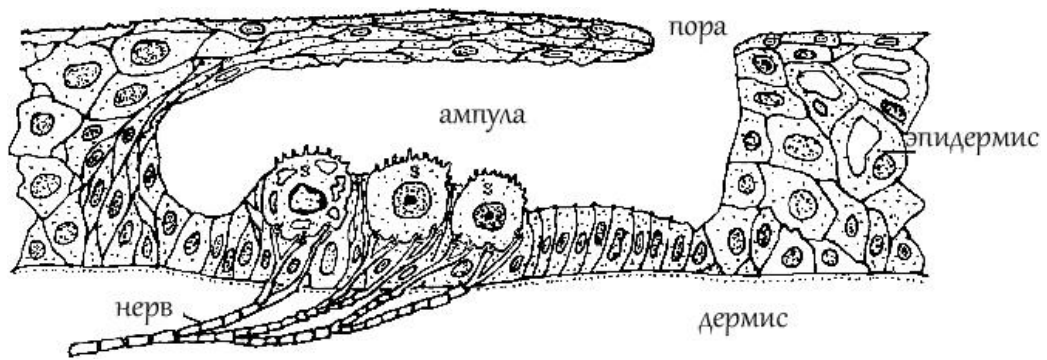


Рис. 4. Ампулярный орган у прозрачного сома *Kryptopterus bicirrhus*.

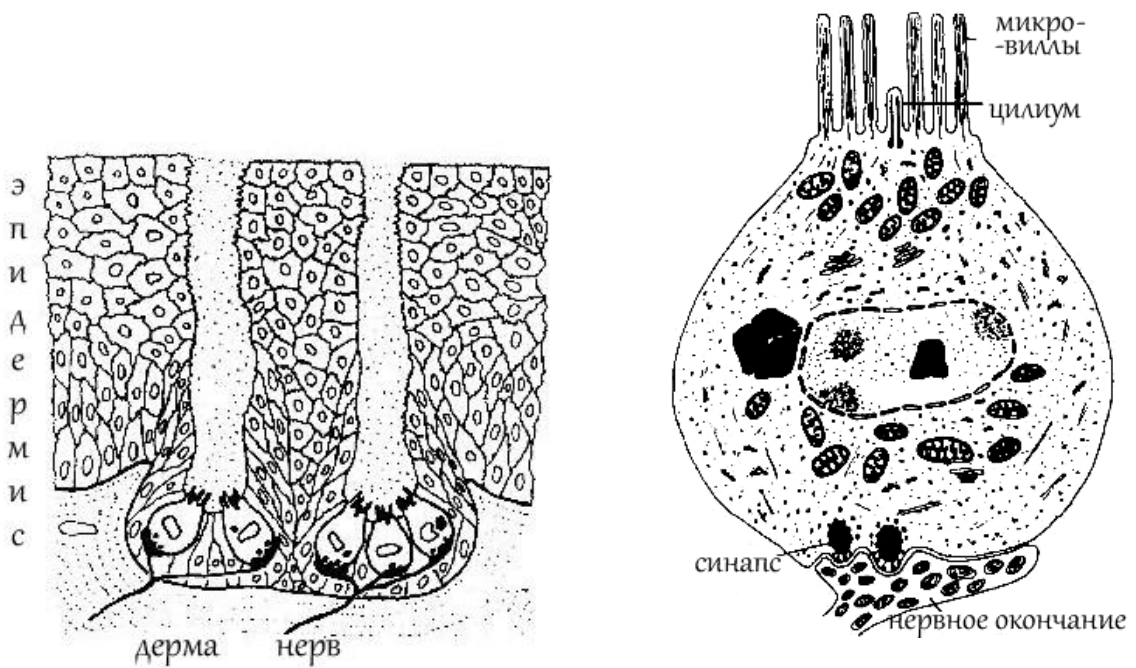


Рис. 5. Изображение двух ампулярных органов у африканской рыбы-ножа *Xenomystus nigri* (а) и изолированная сенсорная клетка из этого же рецептора (б). (Jørgensen & Bullock, 1987).

Завершая обзор морфологических особенностей ампулированных электрорецепторов у представителей хрящевых и костистых рыб, следует подчеркнуть,

что их функциональное предназначение исследовано в значительном числе экспериментальных работ. Показано, что это тонические рецепторы с высокой чувствительностью к электрическим полям низкочастотного диапазона (0—20 Гц). Характеристики ответов, (приложенный стимул — изменение частоты) ампулярных рецепторов костистых рыб противоположны наблюдаемым у ампул Лоренцини сельский — частота импульсации возрастает, если на поре "плюс", и убывает, если на ней "минус". Эффективным стимулом для таких изменений является разность потенциалов на сенсорном эпителии рецептора. К настоящему времени убедительно доказано, что, как у рыб, обладающих специализированной электрогенерацией (электрическими органами) — сильноэлектрические виды, а также слабоэлектрические мормириды, гимнотиды и некоторые сомообразные — ампулированные электрорецепторы участвуют главным образом в системе обнаружения внешних электрических полей, не связанных своим происхождением с работой электрических органов (так называемая пассивная электроориентация).

1.2.2 Бугорковые электрорецепторы.

Бугорковые (их еще называют *фазными* из-за полного отсутствия или нерегулярности спонтанной активности) электрорецепторы работают исключительно в комплексе с электрическими органами и не найдены у неэлектрических пресноводных и морских рыб. Также как и электрические органы, электрорецепция мормирид и гимнотид развивалась

независимо и, по-видимому, параллельно с эволюцией электрогенераторных систем. Сходства в морфологии, анатомии и электрофизиологических характеристиках бугорковых электрорецепторов этих двух групп слабоэлектрических рыб служат убедительным примером конвергентной эволюции (Рис. 6).

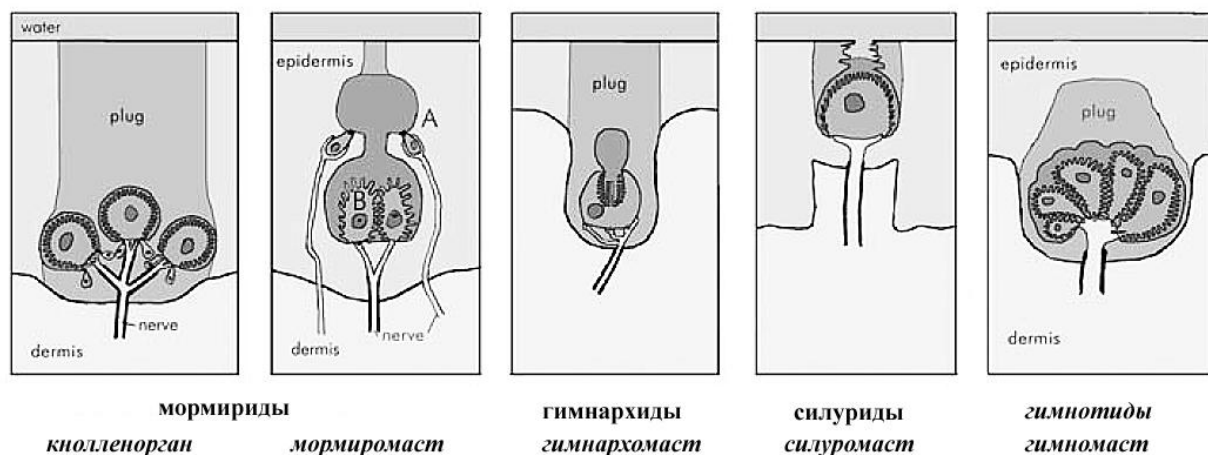


Рис. 6. Схематическое изображение бугорковых электрорецепторов.

Бугорковые рецепторы отличаются от ампулированных, в первую очередь, тем, что не имеют открытой связи между поверхностью кожи и сенсорным органом. Сенсорные клетки окружены группами опорных клеток и открываются во внутри-эпидермальную полость. Собственно рецепторные клетки отличаются от ампулированных, как по морфологии, так и по функциональным особенностям. Именно в функциональном плане они отличаются от ампулярных тем, что настроены на довольно высокие частоты (100 – 10000 Гц) и участвуют в решении электрокоммуникационных и локационных задач благодаря согласованной работе с электрогенераторной системой. Эти рецепторы проявляют наибольшую чувствительность к частотам, соответствующим максимуму спектра видоспецифичных разрядов электрического органа как у гимнотид, так и мормирид.

На Рис. 7. представлены изображения типов бугорковых электрорецепторов для представителей 3-групп слабоэлектрических рыб.

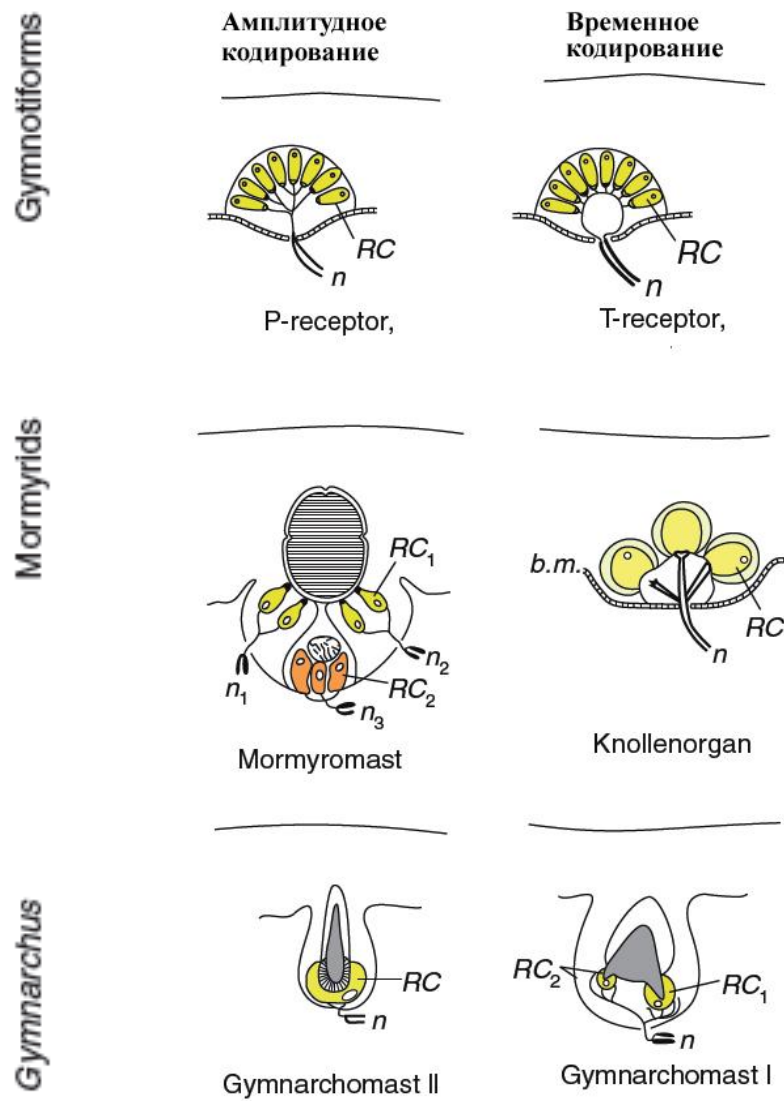


Рис. 7. Типы бугорковых электрорецепторов для трех групп

слабоэлектрических рыб и различными типами кодирования. RC -

рецепторная клетка, *b.m.* - базальная мембрана, *n* - нервный

аксон.

Мормириды обладают двумя типами рецепторов – *кнолленорганами*, предназначенными для электрокоммуникации и *мормиромастами*, которые используются в активной электролокации. Представители Gymnotiformes также обладают двумя типами электрорецепторов, оба из которых, однако, участвуют и в электролокации и в электрокоммуникации. Один тип рецептора специализируется в детектировании амплитуды электрического стимула, другой – в определении его временной фазы по отношению к разряду электрического органа. У представителей Gymnotiformes бугорковые электрорецепторы незначительно отличаются от двух предыдущих слабоэлектрических рыб. Рецепторная полость содержит от 25 до 35 продолговатых сенсорных клеток, иннервируемых, как правило, одиночным нервным волокном, дающим многочисленные ответвления. В отряде Siluriformes долгое время не обнаруживалось рыб, обладающих слабыми электрическими разрядами. Обнаружение в 90-х годах прошлого века электрических разрядов у многочисленной группы сомообразных существенно изменило картину распределения рыб, использующих слабые электрические поля для решения задач внутри и вне видového общения, электрокоммуникации и локации (Hagedorn et al., 1990; Барон и др., 1994; Барон и др., 1996; Барон и Моршнева, 1998; Baron et al., 1994a,b; Моршнева и Ольшанский, 1997). Известно, однако, что в этом отряде электрорецепция представлена исключительно ампулярными структурами, предназначенными, как указывалось выше только для пассивной электроориентации. Известные морфологические и анатомические работы постулировали отсутствие у сомов иных типов электрорецепции, кроме ампулярной. Тем более любопытной считается публикация (Andres et al., 1988), в которой описаны бугорковые рецепторы у слепого южноамериканского сома *Pseudocetopsis*. Этот орган, силуромаст, локализуется в эпидермисе довольно поверхностно и содержит желе-наполненную полость с единственной сенсорной клеткой диаметром около 25 мкм (Рис. 8).

В связи с обнаружением специализированной электрической активности у значительного числа представителей сомообразных в настоящее время предпринимаются попытки ревизии сведений об их электрорецепторных образованиях, поскольку не исключено, что помимо сома *Pseudocetopsis*, и у других сомов могут существовать рецепторы, пригодные для работы в целях активной электрокоммуникации.

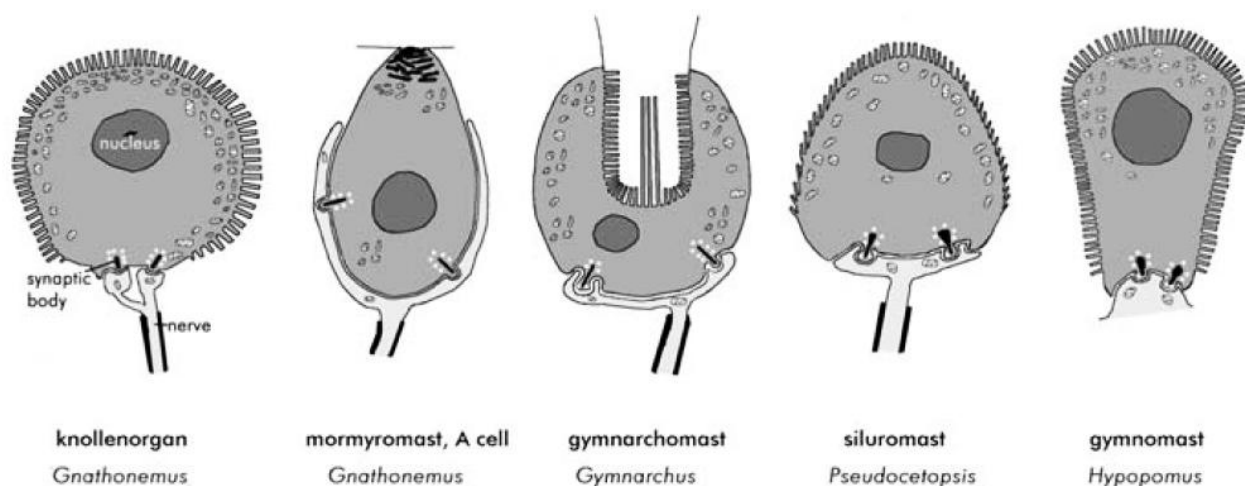


Рис. 8. Рецепторные клетки у четырех видов пресноводных рыб. Силуромаст анатомически соответствует кнолленоргану мормиридовых рыб.

2. Исследование слуховых порогов китообразных

2.1. Постановка задачи

В последние годы резко возросло количество публикаций, посвященных проблеме влияния антропогенных шумов на морских млекопитающих. Толчком к развитию этого направления послужили получившие широкую огласку случаи массовой гибели зубатых китообразных (животных на сушу), которые совпали по времени и месту с

военно-морскими учениями, проводившимися с использованием мощных ультразвуковых локаторов. Было сделано предположение, что интенсивные ультразвуковые импульсы, которые по своей частоте совпадали с диапазоном воспринимаемых зубатыми китообразными звуковых частот, могли повлиять на слух, поведение и физиологию животных, что в свою очередь привело к дезориентации животных и послужило причиной их гибели.

Применительно к наземным млекопитающим проблема влияния шума на слух разработана достаточно подробно. Интенсивный звук может вызывать временное повышение слуховых порогов (временной сдвиг порога – ВСП, temporary threshold shift, TTS) и необратимые изменения слуховой чувствительности (перманентный сдвиг порога – ПСП (permanent threshold shift, PTS). Основное направление исследований по проблеме ВСП/ПСП – это определение условий (сочетания признаков звукового сигнала), при которых возникает ВСП и происходит переход ВСП в ПСП.

Прямой перенос результатов, полученных на наземных млекопитающих и человеке, на зубатых китообразных вряд ли возможен. Эти животные обладают очень чувствительным, высокочастотным слухом, возможности которого значительно превосходят возможности слуха наземных млекопитающих, включая человека. Слуховая система зубатых китообразных является частью эхолокатора, который у этих животных служит основным инструментом ориентации под водой. В ходе адаптации слуховой системы к водной среде обитания существенным изменениям подверглись периферический отдел слухового анализатора, кардинальным образом изменились пути проведения звука к структурам улитки.

История исследований влияния шума на слух зубатых китообразных насчитывает не более 20 лет. Вызвать у животного ПСП (необратимые изменения порога) не представляется возможным по био-этическим соображениям. Основное внимание

уделяется изучению условий возникновения ВСП. Считается, что на основе данных по ВСП удастся рассчитать параметры звуков, вызывающих ПСП.

В изучении влияния шума на слух китообразных сформировалось два различных подхода. Первый предполагает изучение влияния на слух конкретного звукового сигнала, имитирующего реальные звуки антропогенного происхождения: импульсы локационных установок, шумы, производимые при движении судов, при взрывах во время сейсморазведки, при строительстве платформ для нефте- и газодобычи и пр. Второй направлен на систематическое изучение влияния на слух относительно простых по своим характеристикам шумовых и тональных сигналов разной частоты, интенсивности и длительности. Первый подход, несмотря на свою наглядность, имеет один существенный недостаток: при изменении, например, параметров гидролокаторов или способов забивания свай в морское дно необходимо начинать исследование сначала, уже с новыми характеристиками стимулов. Вторым подходом, сторонниками которого являются и авторы данной статьи, дает в идеале возможность на основании детального и систематического исследования влияния стандартных звуковых сигналов создать модель, описывающую поведение слуховой системы при действии интенсивных стимулов. Модель позволит рассчитывать последствия воздействия уже конкретных антропогенных шумов на слуховую систему китообразных. Задача эта отнюдь не простая: слишком много параметров приходится учитывать при создании подобной модели, в частности, частоту и спектральную ширину воздействующего сигнала, его уровень, длительность, время после воздействия подавляющего сигнала, способ предъявления стимула – непрерывный либо прерывистый, а также вид животного, его пол, возраст и т.д. Получение подобного массива данных на представителях китообразных затруднительно: слишком трудоемки эксперименты, проводимые на этих животных. Поэтому данные, полученные на настоящий момент, отрывочны, неполны, основаны на использовании разных подходов и методов, часто выполнены на одном животном. В настоящий момент необходима

выработка стандартизованного подхода к исследованию влияния интенсивных звуковых сигналов на слух зубатых китообразных, который позволит получать сравнимые результаты в разных лабораториях и на разных видах.

При исследовании характеристик слуха зубатых китообразных хорошо зарекомендовал себя электрофизиологический метод дистанционной регистрации коротколатентных слуховых вызванных потенциалов (КСВП). Преимущества этого метода по сравнению с поведенческими методами состоят в следующем: возможность работы на неподготовленных, недрессированных животных; относительная быстрота получения экспериментальных данных; хорошо контролируемые акустические условия проведения экспериментов, полная безвредность для животных. Следует добавить, что амплитуда регистрируемых КСВП у зубатых китообразных относительно велика, на порядок больше, чем у человека, что значительно повышает точность измерений. Использование электрофизиологического подхода позволило сравнить основные характеристики слуха у нескольких видов зубатых китообразных, а также получить данные о механизмах обработки звуковых сигналов в слуховой системе этих животных. Использование электрофизиологического метода при изучении влияния интенсивных звуков на слуховую чувствительность зубатых китообразных продемонстрировало его эффективность.

Исходя из этого, целью настоящего проекта является исследование условий возникновения ВСП с помощью электрофизиологического метода. Предполагается исследовать величину ВСП и процесс восстановления чувствительности слуха в зависимости от длительности подавляющего сигнала и его частотных характеристик у представителя зубатых китообразных – белухи (*Delphinapterus leucas*).

Задача данного этапа работы состояла в разработке методики выявления и измерения ВСП, основанной на регистрации КСВП.

2.2. Условия экспериментов

Работа выполнена на базе Утришской морской станции Института проблем экологии и эволюции РАН. Объектами исследования были две молодые особи кита белухи (*Delphinapterus leucas*), возрастом около двух лет, самец (длина тела 264 см, вес 270 кг) и самка (длина тела 240 см, вес 250 кг). Животные содержались в бассейне 9 x 4 x 1.2 м, наполненном морской водой. Содержание животных и эксперименты проводились в соответствии с правилами Российского Министерства образования и науки об использовании животных в биомедицинских исследованиях.

На время измерений животное в специальных звукопроницаемых носилках помещалось в экспериментальную ванну, размерами 4.5 x 0.85 x 0.6 м, наполненную морской водой таким образом, чтобы дорсальная поверхность головы с дыхалом оставалась над поверхностью воды, а основная часть тела животного находилась под водой. Для неинвазивной регистрации вызванных потенциалов использовались дисковые электроды из нержавеющей стали диаметром 15 мм, вмонтированные в силиконовые присоски. Активный электрод устанавливался на поверхности головы по средней линии в 7 см каудальнее дыхала. Индифферентный электрод крепился на спине. Оба электрода были над поверхностью воды. Регистрируемые потенциалы с помощью экранированных кабелей подавались на вход усилителя, который обеспечивал усиление 80 дБ в диапазоне от 200 до 5000 Гц. Усиленный сигнал оцифровывался с помощью платы сбора данных DAQ-6062E (National Instrument, USA) и запоминался в памяти компьютера. Для выделения сигнала из шума использовался метод когерентного усреднения относительно начала стимула (от 100 до 500 оригинальных записей).

2.3. Тестирование слуховой чувствительности

В качестве тестовых стимулов, с помощью которых определялась слуховая чувствительность животного, использовались серии тональных посылок. Каждая серия длительностью 16 мс содержала 16 тональных посылок, следующих друг за другом с частотой 1000 Гц. Частота заполнения посылок варьировала от 8 до 128 кГц с полуоктавным шагом. Каждая посылка содержала 8 циклов несущей частоты, промодулированных одним периодом косинусоиды (рис. 9а); таким образом, длительность посылки варьировала от 62.5 мксек на несущей частоте 128 кГц до 1 мс на несущей 8 кГц. Частотный спектр таких посылок (рис. 9б) имел ширину 0.25 октавы на уровне -3 дБ и 0.6 октавы на уровне -20 дБ, его эквивалентная прямоугольная ширина была равна 0.32 октавы. Такой тип тестового стимула более эффективно вызывал в слуховой системе китообразных ритмическую реакцию (потенциал следования огибающей, ПСО), чем узкополосный синусоидально амплитудно-модулированный тон; в тоже время, стимул был достаточно узкополосным, чтобы отнести измеряемую чувствительность к определенной звуковой частоте. Частота предъявления серий тональных посылок составляла 16/сек.

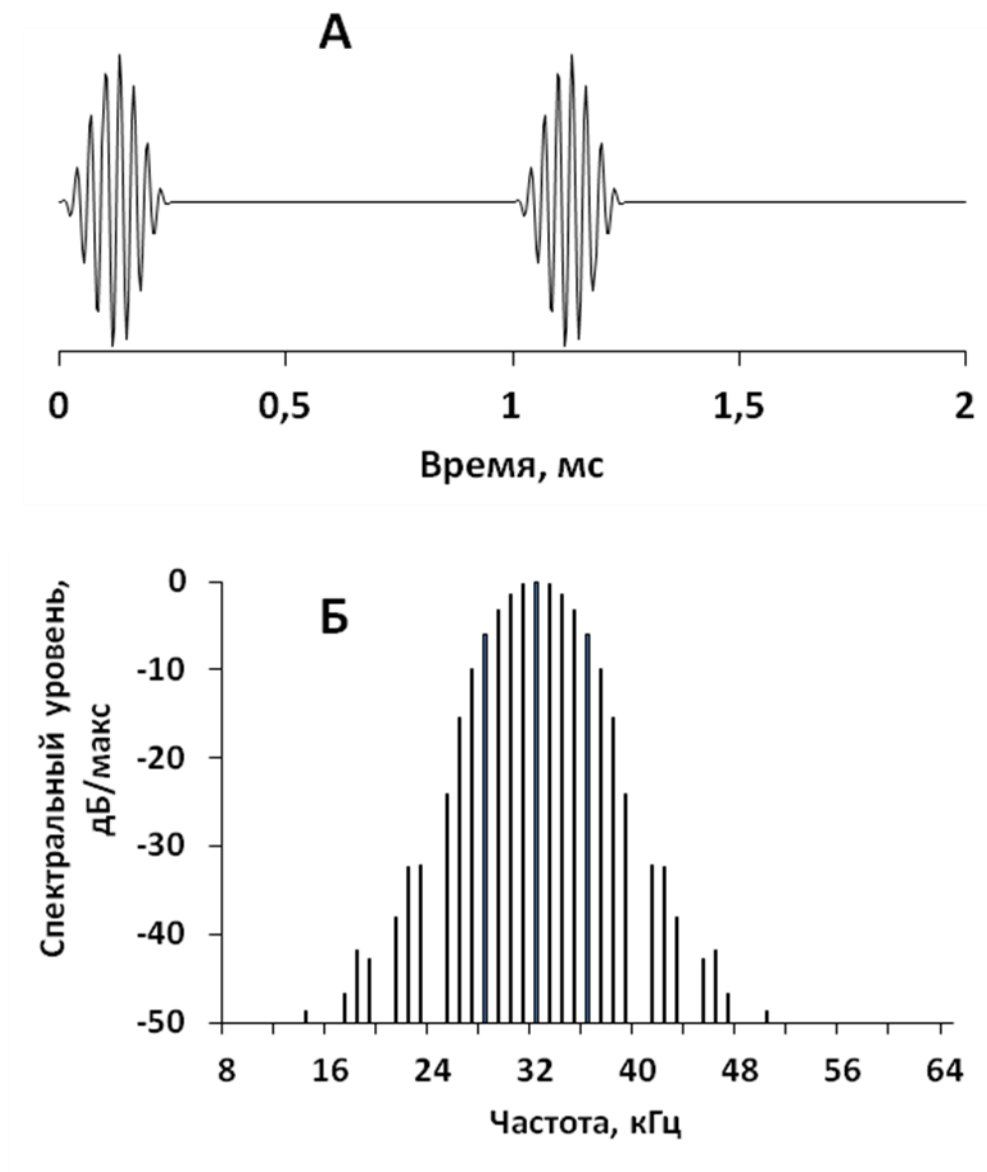


Рис. 9. Пример формы и спектра звукового тест-сигнала, несущая частота 32 кГц. А: форма сигнала; для лучшего разрешения показана только начальная часть серии – 2 из 16 посылок. Б. Частотный спектр сигнала.

2.4. Шумовое воздействие для вызова ВСП

В качестве подавляющего шума был использован шум с шириной спектральной полосы 0.5 окт, с центральными частотами от 11.2 до 90 кГц.

2.5. Аппаратура

Тестовые стимулы и подавляющие сигналы синтезировались на компьютере с частотой дискретизации 512 кГц и переводились в аналоговую форму с помощью платы сбора данных DAQ-6062E (National Instrument, USA), пропускались через усилитель мощности и аттенюатор и воспроизводились через пьезокерамические излучатели ITS-1032 (International Transducer Corporation, USA) для частот от 8 до 45 кГц или В&К 8104 (Bruel & Kjaer, Denmark) для частот 64-128 кГц. Излучатели размещались на расстоянии 1 м перед головой животного. Уровень звуковых сигналов контролировали с помощью калиброванного гидрофона В&К 8103 (Bruel & Kjaer, Denmark). Измерения показали, что, несмотря на отражения сигнала от стенок ванны, неравномерность уровня звуковых сигналов вокруг головы животного не превышала 5 дБ.

2.6. Регистрация КСВП и измерение слуховых порогов

Для регистрации вызванных потенциалов (КСВП) из записи электрической активности выделялись отрезки длительностью 25 мс, синхронные с началом тестового стимула. Отрезки усреднялись по ходу эксперимента (on-line). Параллельно с усреднением отрезки записи длительностью 16 мс (с 5 по 21 мс относительно начала стимула), содержащие ритмический вызванный ответ, подвергались процедуре Фурье-анализа для получения on-line частотного спектра ответа. Амплитуда спектрального пика на частоте 1 кГц принималась за величину ответа.

Использовали два метода определения порогов: один для определения фоновых порогов и другой для отслеживания динамики изменения порога после применения подавляющего шума. Для определения фонового порога регистрировали ритмические ответы при разных уровнях тестового сигнала, от заведомо подпороговых значений до 15-

30 дБ над порогом. Строили график зависимости амплитуды ответа (определяемого по амплитуде спектрального пика реакции на частоте 1 кГц) от интенсивности тестового стимула. График аппроксимировали прямой линией регрессии, которая экстраполировалась до пересечения с нулевым значением амплитуды ответа. Найденное таким образом значение интенсивности стимула принималось за порог возникновения ответа.

Для отслеживания динамики изменения порогов после предъявления подавляющего шума использовался метод адаптивного изменения интенсивности сигнала в околопороговой области («метод лестницы»). При отсутствии ответа интенсивность стимула в следующей пробе поднималась на один шаг, в нашем случае на 5 дБ. В зависимости от того, появлялся ли ответ при этой интенсивности или нет, в следующем предъявлении интенсивность либо понижалась, либо повышалась на 5 дБ.

Данная процедура требует определения наличия ответа или его отсутствия непосредственно в ходе опыта (on-line). Для этого применялся следующий критерий. Если пик 1000 Гц на частотном спектре ответа более чем в два раза превышал остальные спектральные пики в диапазоне 0.75-1.25 кГц, то принималось решение, что ответ на тестовый стимул есть и в следующем предъявлении интенсивность стимула снижалась на 5 дБ. Если пик 1000 Гц не удовлетворял данному условию и все спектральные пики в диапазоне от 0.75 до 1.25 кГц были ниже 0.01 мкВ, принималось решения об отсутствии ответа, и интенсивность повышалась на 5 дБ. Количество усреднений от одного предъявления к другому могло быть разным и зависело от того, как быстро усредняемый потенциал достигал критерия наличия ответа либо его отсутствия. Обычно для получения четкого ответа требовалось от 100 до 500 усреднений. При предъявлении тестового стимула с частотой 16/сек, процесс усреднения занимал от 5 до 30 с. Выбирались точки реверсии – точки перехода от повышения интенсивности к ее понижению и наоборот. Среднее значение интенсивности между парами соседних точек реверсии принималось за

текущее значение порога, соответствующему моменту времени, также определяемому как среднее значение между точками реверсии.

2.7. Опробование методики

Условия эксперимента. Применимость методики для оценки ВСП и отслеживания динамики восстановления проверялась в пробных экспериментах. В этих экспериментах интенсивность подавляющей шумовой посылки была 165 дБ относительно 1 мкПа. Шум предъявляли животному в течение 1, 3, 10 или 30 мин. Изменение порогов после предъявления подавляющего шума отслеживалось в течение одного часа, даже в том случае, если порог полностью не восстанавливался. Этот лимит был введен для того, чтобы ограничить общее время содержания животного в экспериментальной ванне. Общее время пребывания животного в экспериментальной ванне составляло максимум 3 часа. Трехчасовой эксперимент переносился животным спокойно, и мы никогда не наблюдали нарушений в поведении и движениях животного после его возвращения в бассейн содержания.

Характеристики ответов на тестовый стимул. В ответ на тестовый стимул регистрировалась ритмическая реакция: серия колебаний потенциала с частотой 1000 Гц – реакция следования огибающей (PCO, рис. 10а). Частотный спектр этого ответа имел отчетливый пик на частоте 1000 Гц (рис. 10б). Ответ имел латентный период около 5 мс и продолжался после окончания стимула также в течение 5 мс. Эта задержка ответа относительно стимула указывает на физиологическое происхождение регистрируемых потенциалов. Амплитуда ответа зависела от интенсивности тестового стимула: величина потенциала и спектрального пика (1000 Гц) падали с уменьшением уровня сигнала и исчезали в шуме при достижении порога (на рис. 10 – при интенсивности около 55 дБ

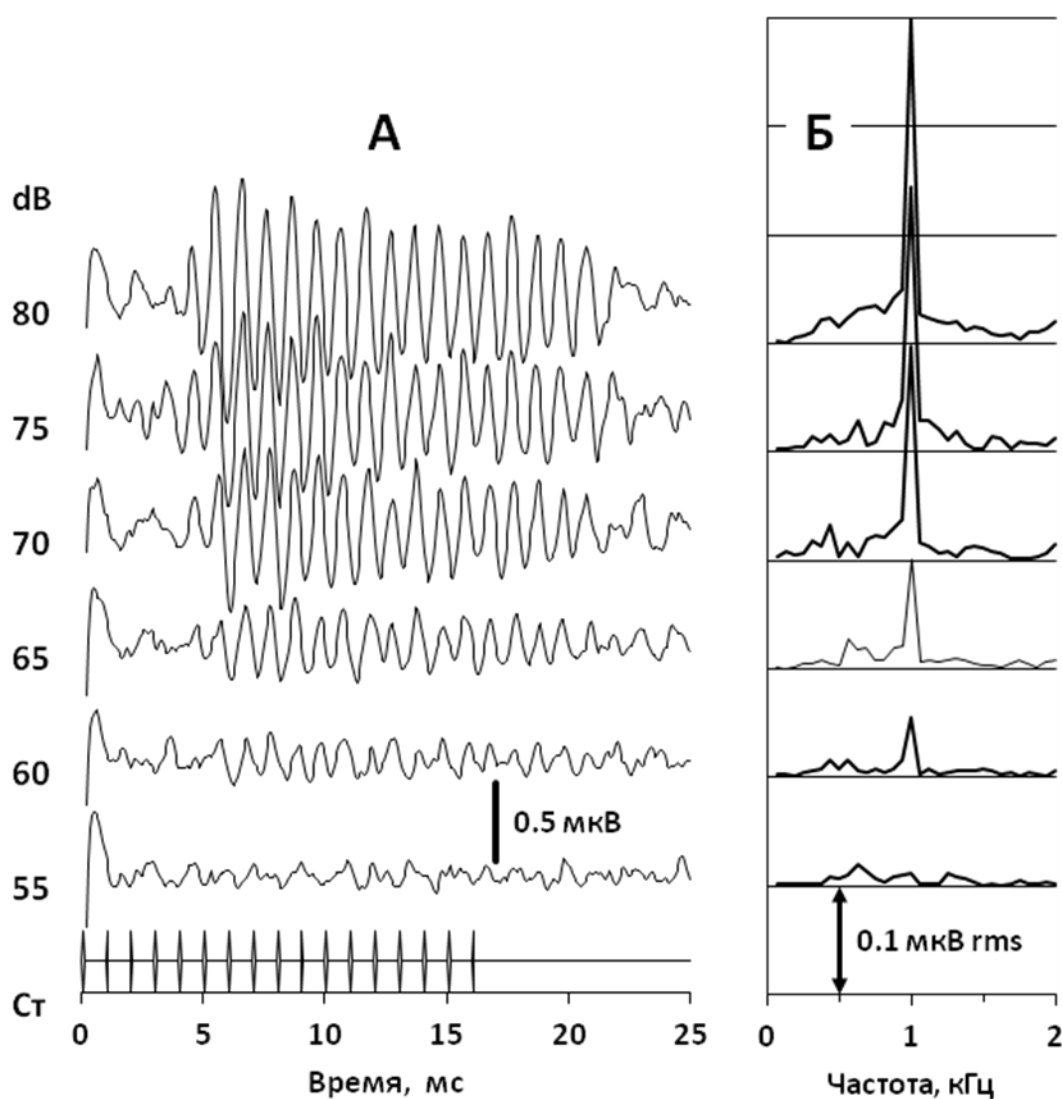


Рис. 10. А: Форма ответа на тестовый стимул. Интенсивность стимула (дБ относительно 1 мкПа) указана около записей, Ст – огибающая стимула. Б: частотные спектры соответствующих ответов. Виден четкий спектральный пик на частоте 1 кГц (частота следования ритмических посылок в тестовом стимуле).

On-line отслеживание порога по методу «лестницы» после воздействия подавляющего шума представлено на рис. 11. Уровни тестовых стимулов изменялись в зависимости от наличия ответа или его отсутствия в сторону понижения или повышения с шагом 5 дБ (рис. 11А). Для большинства точек реверсии переход между локальным

минимумом и максимумом был 5 дБ, однако иногда это мог быть двухшаговый сдвиг (10 дБ), а в одном случае на рис. За трехшаговый (15 дБ). Из этих последовательностей выбирались точки реверсии, промежуточные уровни игнорировались (рис. 11Б). Средние значения уровней между локальными минимумами и максимумами принимались за значения порогов.

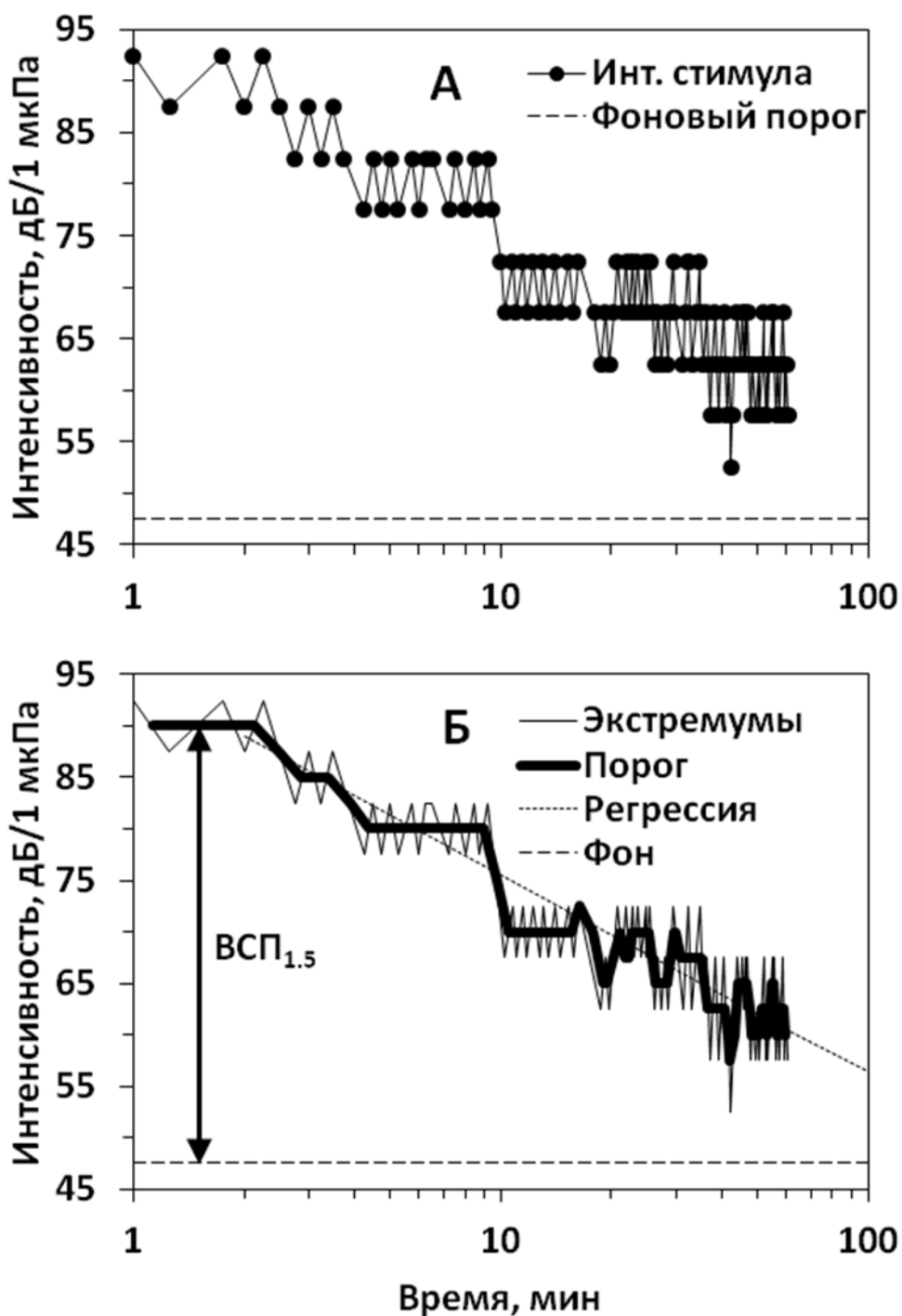


Рис. 11. Процедура отслеживания порога после воздействия шума. А: Варьирование интенсивности тест-сигнала в соответствии с адаптивной процедурой. Б: Экстремумы функции (А) и слуховые пороги как функция времени после выключения подавляющего шума. ВСП 1.5 – оценка ВСП 1.5 мин после выключения подавляющего шума/

На рис. 11Б показана величина ВСП и ход восстановления чувствительности. Наиболее точно и объективно может быть оценено послеекспозиционное значение ВСП. Мы оценивали максимальную величину ВСП через 1.5 мин после окончания шума – это самый короткий интервал измерения ВСП, представленный во всех сериях. Мы обозначаем его как ВСП_{1.5}. Для функции, представленной на рис. 11Б, это значения составило 42.5 дБ.

Разработанная методика позволяет объективно и с высоким временным разрешением отслеживать изменение слуховых порогов. Важно, что она позволяет измерить слуховой порог через короткое (1 – 2 мин) время после окончания воздействия утомляющего шума. Это позволяет установить реальное значение ВСП непосредственно после воздействия и отследить динамику ВСП после воздействия утомляющего шума.

3. Гидродинамические силы, развиваемые плоским жестким крылом при произвольном фазовом сдвиге между линейными и угловыми колебаниями.

Продолжалась разработка теории жесткого крыла, моделирующего хвостовую лопасть дельфина. Построена математическая модель работы крыла различного удлинения и формы при больших амплитудах линейных и угловых колебаний, различных положениях оси вращения крыла и произвольном фазовом сдвиге между линейными и угловыми колебаниями. Созданная модель в основных чертах отражает работу хвостовой лопасти дельфина.

3.1 Постановка задачи

В теории нестационарной аэро- гидродинамики крыла краевые задачи, как правило, сводят к решению интегральных уравнений, которые далее решаются либо численными методами (чаще всего) либо аналитическими (в некоторых частных случаях) (Некрасов, 1947; Седов, 1966; Белоцерковский, 1958; Lighthill, 1969; Wu, 1971; Garric, 1936). В книгах Белоцерковского С.М.(Белоцерковский и др., 1971) и Горелова Д.Н. (Горелов, 2000) изложены численные методы решения сингулярных интегральных уравнений теории крыла.

Возможности аналитических методов весьма ограничены. Они разработаны достаточно подробно лишь для бесконечных крыльев (плоская задача) в линейной постановке. Для крыльев конечного размаха есть решения только для весьма малых удлинений, в случаях очень малых и очень больших значений числа Струхала.

Важно отметить, что все решения даже в нелинейной постановке задачи не в полной мере описывают особенности обтекания крыла, формирования вихревого следа при нестационарном движении. Таким образом, при достаточно большой сложности используемых методов расчета, решения для аэро-гидродинамических характеристик крыла, тем не менее, в каждом конкретном случае являются лишь некоторым приближением. Одновременно имеющиеся частные решения задачи, порой проблематично применить для расчетов в конкретных случаях кинематики движения крыла определенной формы.

Вместе с тем, целый ряд прикладных задач, касающихся гидроплавания и полета летательных аппаратов, требуют разработки инженерных методов расчета, позволяющих достаточно точно оценить силовые и моментные характеристики крыла в рассматриваемом случае движения при доступных алгоритмах расчета. Такая задача была поставлена прежде всего в интересах изучения вопросов гидробионики,

гидродинамики плавания дельфинов и рыб, оценки пропульсивных характеристик крыльевых движителей.

В основу решения задачи были положены модели разделения гидродинамических сил на циркуляционные и инерционные составляющие, а также линейные выражения для гидродинамических характеристик крыла с использованием коэффициентов аэродинамических производных (Белоцерковский, 1958). Такой подход к решению задачи представляется перспективным, поскольку имеется достаточно обширная база данных по коэффициентам аэродинамических производных крыла различной формы, полученная численными методами в линейной постановке задачи, и появляется возможность получить относительно простые расчетные формулы для оценки гидродинамических сил и КПД, развиваемых жестким плоским крылом.

Некоторые основные положения и результаты решения представляются в настоящей работе.

Рассмотрим решение плоской (двумерной) малоамплитудной задачи о неустановившемся движении тонкого профиля, которое было изложено в частности в работах А.И. Некрасова (1947) и Л.И. Седова (1966). В случае малых колебаний профиля относительно некоторого основного движения авторами были получены выражения для гидродинамических сил, допускающие простое физическое толкование.

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

получены следующие интегральные уравнения для подъемной силы Y , нормальной к линии профиля, и подсосывающей силы X , направленной вдоль линии профиля:

$$Y = -\lambda_{22} \frac{dv_n}{dt} - \rho \pi b U_0 (v_n - b \omega_z / 4) - \rho \frac{b}{2} U_0 \int_{b/2}^{\infty} \frac{\gamma(\xi, t) d\xi}{\sqrt{\xi^2 - (b/2)^2}}$$

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

где $\lambda_{22} = \rho \pi (b/2)^2$ - присоединенная масса профиля, $b/2$ - половина хорды, v_n - нормальная скорость в центре профиля, $\omega_z = d\mathcal{G}/dt$ - угловая скорость, $\mathcal{G}(t)$ - угол наклона крыла к горизонтальной оси, $\gamma(\xi, t)$ - вихревая интенсивность в следе на расстоянии ξ от центра крыла.

Несложными преобразованиями выражения (1.1) можно представить в виде:

$$Y = -\lambda_{22} \frac{dv_n}{dt} - \rho U_0 \Gamma$$

$$X = \lambda_{22} v_n \omega_z + \rho v_n \Gamma - \rho \pi b u_* (v_n - u_*).$$
(2)

Здесь величину $\Gamma = \pi b \left(v_n - \frac{b \omega_z}{4} - u_* \right)$ можно рассматривать как присоединенную

циркуляцию, а $u_* = \frac{1}{2\pi} \int_{b/2}^{\infty} \frac{\gamma(\xi, t) d\xi}{\sqrt{\xi^2 - (b/2)^2}}$ как некоторую эффективную вызванную скоростью,

обусловленную наличием за крылом вихревой пелены.

Теперь рассмотрим задачу о неустановившемся движении крыла конечного размаха (рис. 12), в постановке, аналогичной постановке в плоской задаче. При этом пусть форма крыла в плане будет симметрична относительно центральной линии OZ_1 . Будем полагать, что в случае неустановившегося движения крыла конечного размаха влияние следа на гидродинамические характеристики крыла можно так же, как в плоской задаче, учесть введением некоторой эффективной индуцируемой скорости. При этом будем

считать применимым метод плоских сечений и будем допускать справедливость соотношений, аналогичных (1)

$$\begin{aligned} Y &= -\lambda_{22} \frac{dv_n}{dt} - \rho U_0 \int_{-l}^l \Gamma(z) dz, \\ X &= \lambda_{22} v_n \omega_z + \rho v_n \int_{-l}^l \Gamma(z) dz - X_i, \end{aligned} \quad (3)$$

где λ_{22} - присоединенная масса крыла, $X_i = \rho \pi \int_{-l}^l b(z) f_*(z) (v_n - f_*(z)) dz$ - индуктивное "сопротивление", f_* - некоторая эффективная скорость, индуцируемая вихревой пеленой, остающейся в следе, v_n - нормальная скорость крыла в точках оси симметрии крыла OZ , $b(z)$ - хорда крыла в сечении $z=\text{const}$, l - полуразмах крыла.

Так как v_n не зависит от z , для X_i можно сделать оценку "сверху":

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

где S - площадь крыла.

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

Рассмотрим движение крыла конечного размаха в неограниченном объеме жидкости. Пусть форма крыла в плане является симметричной относительно оси OZ и в системе координат $OXYZ$, движущейся с постоянной скоростью U_0 в направлении OX . Движение крыла задается законом колебаний $y=y(t)$, $\alpha=\alpha(t)$ и $\mathcal{G}=\mathcal{G}(t)$ (рис. 1), y - линейные колебания крыла, \mathcal{G} - угол наклона крыла к плоскости OXY , α - угол атаки. Будем допускать, что при больших амплитудах поперечных и угловых колебаний, мгновенные значения угла атаки являются малыми величинами и характер обтекания крыла является безотрывным.

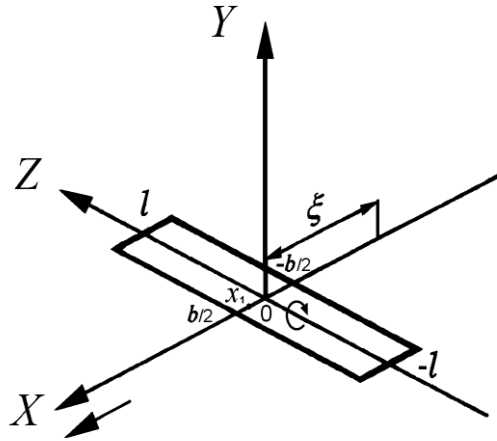


Рис. 12 - Схема, поясняющая постановку задачи

Тогда, исходя из физических закономерностей, для составляющих гидродинамических сил в рассматриваемом случае будут справедливы соотношения, аналогичные (3):

$$\begin{aligned}
 Y &= -\lambda_{22} \frac{dv_n}{dt} - \rho U \cos \alpha \int_{-l}^l \Gamma(z) dz, \\
 X &= \lambda_{22} v_n \omega_z + \rho v_n \int_{-l}^l \Gamma(z) dz - X_i.
 \end{aligned}
 \tag{5}$$

Подъемная сила Y , нормальная к плоскости крыла, включает составляющую, обусловленную влиянием инерционности среды, и циркуляционную составляющую. Вектор подсасывающей силы X в плоскости крыла перпендикулярен оси OZ . Величина X определяется значениями инерционного члена $\lambda_{22} v_n \omega_z$, циркуляционного $\rho v_n \int_{-l}^l \Gamma(z) dz$ и индуктивного сопротивления X_i . Циркуляционные составляющие в соотношениях для подъемной и подсасывающей сил являются соответствующими проекциями силы Жуковского $\rho U \int_{-l}^l \Gamma(z) dz$, нормальной к вектору мгновенной скорости движения крыла.

В выражениях (5): U - абсолютная скорость движения крыла (относительно неподвижной жидкости); v_n - нормальная к плоскости крыла составляющая скорости U ; λ_{22} - присоединенная масса крыла; Γ - циркуляция в сечении крыла Z ; ρ - плотность жидкости; $\omega = \frac{d\vartheta}{dt}$.

Величины U , v_n определены в точках оси симметрии крыла OZ_1 .

$$v_n = V_y \cos \vartheta - U_0 \sin \vartheta = U \sin \alpha, \quad (6)$$

где $V_y = dy/dt$, α - мгновенный угол атаки крыла.

3.2 Тяга крыла

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

$$F_x = X \cos \vartheta - Y \sin \vartheta - \frac{\rho S U^2}{2} C \cos \vartheta. \quad (7)$$

Здесь $C = 2(C_x + C_{p0})$, C_x - коэффициент сопротивления трения, C_{p0} - коэффициент сопротивления формы крыла.

Выражение для силы тяги F_x можно представить в виде:

$$F_x = \lambda_{22} \frac{d(v_n \sin \vartheta)}{dt} + \rho V_y \int_{-l}^l \Gamma(z) dz - X_i \cos \vartheta - \frac{\rho S U^2}{2} C \cos \vartheta. \quad (8)$$

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

В линейном приближении для подъемной силы Y может быть сделана следующая оценка (Белоцерковский, Скрипач, Табачников, 1971):

$$Y = -\lambda_{22} \frac{dv_n}{dt} - \rho U \cos \alpha \int_{-l}^l \Gamma(z) dz = \frac{\rho U^2}{2} S \left(-C_y^\alpha \frac{v_n}{U} - C_y^{\dot{\alpha}} \frac{\dot{v}_n b}{U^2} + C_y^{\omega_z} \frac{\omega_z}{U} + C_y^{\dot{\omega}_z} \frac{\dot{\omega}_z b^2}{U^2} \right). \quad (9)$$

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

$$Sh_0 = \frac{\omega b}{U_0} \quad (10)$$

Из выражения (9) получим

$$\int_{-l}^l \Gamma(z) dz = -\frac{\lambda_{22} \dot{v}_n}{\rho U \cos \alpha} + \frac{US}{2 \cos \alpha} \left(C_y^\alpha \frac{v_n}{U} + C_y^{\dot{\alpha}} \frac{\dot{v}_n b}{U^2} - C_y^{\omega_z} \frac{\omega_z b}{U} - C_y^{\dot{\omega}_z} \frac{\dot{\omega}_z b^2}{U^2} \right) \quad (11)$$

С учетом выражения (8) получим формулу для тяги

$$F_x = \lambda_{22} \frac{d(v_n \sin \vartheta)}{dt} - \frac{\lambda_{22} \dot{v}_n V_y}{U \cos \alpha} + \frac{\rho V_y US}{2 \cos \alpha} \left(C_y^\alpha \frac{v_n}{U} + C_y^{\dot{\alpha}} \frac{\dot{v}_n b}{U^2} - C_y^{\omega_z} \frac{\omega_z b}{U} - C_y^{\dot{\omega}_z} \frac{\dot{\omega}_z b^2}{U^2} \right) - X_i \cos \vartheta - \frac{\rho S U^2}{2} C \cos \vartheta. \quad (12)$$

После несложных преобразований с учетом того, что $\frac{V_y}{U} = \sin \theta$, получим

$$F_x = \lambda_{22} \frac{d(v_n \sin \vartheta)}{dt} + \frac{\rho S}{2 \cos \alpha} \left(C_y^\alpha v_n V_y + b \left(C_y^{\dot{\alpha}} - \frac{2\lambda_{22}}{\rho S b} \right) \dot{v}_n \sin \theta - \left(-C_y^{\omega_z} b \omega_z V_y - C_y^{\dot{\omega}_z} b^2 \dot{\omega}_z \sin \theta \right) \right) - X_i \cos \vartheta - \frac{\rho S U^2}{2} C \cos \vartheta \quad (13)$$

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

Соотношение (13) получено в предположении, что кинематические параметры крыла заданы относительно его центра. Однако более интересен общий случай, когда кинематические параметры заданы относительно любой точки продольной оси крыла. Это

особенно важно применительно к плаванию дельфинов и рыб с полулунным хвостовым плавником. Существует предположение, что ось вращения хвостовой лопасти дельфина расположена вблизи ее задней кромки (Lighthill, 1969, 1970, Wu, 1971). Это подтверждают оценки, сделанные в работах (Романенко, 2001; Romanenko, 2002) на основе кинематических параметров, полученных экспериментально.

Пусть в системе координат $OXYZ$, движущейся в направлении оси OX с постоянной скоростью U_0 , движение крыла задано периодическим законом колебаний точки x_1 (Рис. 12): Для оценки гидродинамических сил, развиваемых крылом в этом случае, можно воспользоваться полученным соотношением (13), однако, все необходимые соотношения, описывающие движение крыла, должны быть записаны относительно его центра. Следует отметить, что при больших амплитудах линейных и угловых колебаний получение формул для составляющих гидродинамических сил в зависимости от положения оси вращения крыла только путем стандартного пересчета коэффициентов аэродинамических производных в линейном приближении некорректно.

Закон движения рассматриваемого крыла относительно центра определяется проекциями скоростей центра крыла относительно неподвижной жидкости:

$$V_{xc} = V_0 - \omega_z x \sin \vartheta, \quad (14)$$

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

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

Формула (13) будет иметь вид для случая, когда кинематические параметры движения крыла заданы относительно точки x_1 и пересчитаны к центру крыла,

$$F_{xc} = \lambda_{22} \frac{d(v_{nc} \sin \vartheta)}{dt} + \frac{\rho S}{2 \cos \alpha_c} \left(\begin{array}{l} C_{yc}^\alpha v_{nc} V_{yc} + b \left(C_{yc}^{\dot{\alpha}} - \frac{2\lambda_{22}}{\rho S b} \right) \dot{v}_{nc} \sin \theta_c - \\ - C_{yc}^{\omega_z} b \omega_z V_{yc} - C_{yc}^{\dot{\omega}_z} b^2 \dot{\omega}_z \sin \theta_c \end{array} \right) - \quad (16)$$

$$- X_i \cos \vartheta - \frac{\rho S U_c^2}{2} C \cos \vartheta$$

Здесь и далее F_{xc} — тяга, λ_{22} — присоединенная масса крыла, v_{nc} — нормальная скорость, ρ — плотность среды, θ_c — угол между набегающим на крыло потоком и горизонтальной осью, C — удвоенная сумма коэффициентов сопротивления трения и формы крыла, U_c — мгновенная скорость потока, набегающего на крыло, X_i — индуктивное сопротивление крыла, b — хорда крыла, S — его площадь (одной стороны). $C_{yc}^\alpha, C_{yc}^{\alpha'}, C_{yc}^{\omega_z}, C_{yc}^{\omega_z'}$ — аэродинамические производные (Белоцерковский, Скрипач, Табачников, 1971). Формула (16) отличается от формулы (13) наличием индекса «с» у тех величин, которые пересчитаны к центру крыла. Аналогично соотношениям (14)-(15) выпишем выражения для других величин

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

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

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

где α_c — угол атаки, пересчитанный к центру крыла.

Угол наклона крыла не имеет индекса «с», так как он одинаков во всех точках крыла, в том числе и в точке x_1 . Поэтому он определяется кинематическими параметрами именно этой точки (мгновенным углом набегающего потока θ_1 и углом атаки α_1 в точке x_1). Входящие в формулы величины $\sin \vartheta$ и $\cos \vartheta$ с учетом условия малости угла атаки могут быть записаны в виде:

$$\sin \vartheta \approx \sin \theta_1 - \alpha_1 \cos \theta_1, \quad (20)$$

$$\cos \mathcal{G} \approx \cos \theta_1 + \alpha_1 \sin \theta_1. \quad (21)$$

Здесь

$$\cos \theta_1 = \frac{U_0}{U_1}, \quad (22)$$

$$\sin \theta_1 = \frac{\dot{y}}{U_1}, \quad (23)$$

$$U_1 = \sqrt{U_0^2 + (\dot{y})^2}. \quad (24)$$

3.3. Пересчет коэффициентов вращательных производных к центру крыла.

Все табулированные коэффициенты вращательных производных (Белоцерковский, 1958; Белоцерковский и др., 1971) соответствуют стандартной системе координат (x, y, z) , начало которой расположено в плоскости симметрии крыла на расстоянии $1/4$ хорды от передней кромки центрального сечения крыла (центровка $x_u = 0.25$). Поскольку кинематические параметры крыла приведены к его центру, коэффициенты аэродинамических производных также должны быть пересчитаны к центру крыла (x_c, y_c, z_c) . Формулы пересчета выглядят следующим образом: $C_{yc}^\alpha = C_y^\alpha$, $C_{yc}^{\dot{\alpha}} = C_y^{\dot{\alpha}}$,

$$C_{yc}^{\omega_z} = C_y^{\omega_z} + C_y^\alpha \xi, \quad C_{yc}^{\dot{\omega}_z} = C_y^{\dot{\omega}_z} + C_y^{\dot{\alpha}} \xi, \quad m_{zc}^\alpha = m_z^\alpha - C_y^\alpha \xi_0, \quad m_{zc}^{\dot{\alpha}} = m_z^{\dot{\alpha}} - C_y^{\dot{\alpha}} \xi_0,$$

$$m_{zc}^{\omega_z} = m_z^{\omega_z} - (C_y^{\omega_z} - m_z^\alpha) \xi_0 - C_y^\alpha \xi_0^2, \quad m_{zc}^{\dot{\omega}_z} = m_z^{\dot{\omega}_z} - (C_y^{\dot{\omega}_z} - m_z^{\dot{\alpha}}) \xi_0 - C_y^{\dot{\alpha}} \xi_0^2. \text{ Здесь } \xi_0 = -0.25.$$

Соотношения (13) и (16) имеют общий вид и справедливы при любых кинематических параметрах и формах крыла. Они могут быть использованы для оценки тяги крыла методами вычислительной математики, что очень громоздко и требует определенной квалификации и навыков. Однако эти соотношения могут быть

преобразованы в относительно простые расчетные формулы путем усреднения за период колебаний в случае гармонических колебаний крыла для конкретного закона линейных и угловых колебаний.

В линейном приближении значения коэффициентов аэродинамических производных и присоединенная масса определяются формой крыла и числом Струхаля. При расчетах составляющих гидродинамических сил использованы известные решения для коэффициентов аэродинамических производных первого порядка, которые табулированы в широком интервале чисел Струхаля для четырех типов крыльев: бесконечного, прямоугольного, треугольного и кольцевого (Белоцерковский, 1958; Белоцерковский и др., 1971). При этом необходимо учитывать следующие обстоятельства. Если определять по таблицам коэффициенты аэродинамических производных по числу Струхаля (формула 10), то гидродинамические силы, вычисленные по расчетным формулам, будут соответствовать линейному варианту теории. В этом случае при больших амплитудах линейных и угловых колебаний крыла может иметь место увеличение ошибок результатов расчета с увеличением чисел Струхаля. Оценить эти ошибки можно путем сравнения расчетов по приведенным формулам с результатами нелинейных теоретических моделей и экспериментальными исследованиями реальных крыльев.

Для того, чтобы учесть нелинейность вихревого следа за крылом, коэффициенты аэродинамических производных следует определять по числу Струхаля, имеющему вид

$$Sh = \frac{(Sh_0)\lambda_p}{\sqrt{\lambda_p^2 + 1}} \quad (25)$$

Формула для присоединенной массы крыла бесконечного размаха на единицу длины имеет вид $\lambda_{22} = \rho\pi b^2/4$, для прямоугольного и треугольного крыльев присоединенную массу можно определить по таблице в работе (Белоцерковский 1958).

3.4. Расчетные формулы для тяги.

Рассмотрим самый общий случай, когда кинематика точки x_1 определяется выражениями

$$y = y_0 \sin \omega t, \quad (26)$$

$$\mathcal{G} = \mathcal{G}_0 \sin(\omega t + \varphi). \quad (27)$$

Здесь φ - фазовый угол между линейными и угловыми колебаниями крыла.

Среднее по времени значение тяги было получено выше (16) и определяется формулой (с учетом малости угла атаки)

$$\overline{F_{xc}} = \frac{\rho S}{2} \left\{ \begin{aligned} & C_y^\alpha \overline{v_{nc} V_{yc}} + b \left(C_y^\alpha - \frac{2m^*}{\rho S b} \right) \overline{\dot{v}_{nc} \sin \theta_c} - b C_y^{\omega_z} \overline{\omega_z V_{yc}} - C_y^{\dot{\omega}_z} b^2 \overline{\dot{\omega}_z \sin \theta_c} - \\ & - \frac{\pi}{2} \overline{v_{nc}^2 \cos \mathcal{G}} - C U_c^2 \overline{\cos \mathcal{G}} \end{aligned} \right\} \quad (28)$$

Формула (28) может быть представлена в форме коэффициентов тяги

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

Входящие в эту формулу коэффициенты тяги имеют вид:

$$C_{T1} = \frac{C_y^\alpha \overline{v_{nc} V_{yc}}}{U_0^2} = C_y^\alpha \left\{ \begin{aligned} & \frac{1}{2\lambda_p^2} [1 - 0.125 \mathcal{G}_0^2 (2 - \cos 2\varphi)] - \frac{\mathcal{G}_0 \sin \varphi}{2\lambda_p} (1 - 0.125 \mathcal{G}_0^2) \\ & + \frac{(Sh_0) \mathcal{G}_0 X \cos \varphi}{2\lambda_p} (1 - 0.25 \mathcal{G}_0^2) + \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 X^2}{2} (1 - 0.125 \mathcal{G}_0^2) \end{aligned} \right\} \quad (30)$$

$$C_{T2} = \left(C_y^\alpha - \frac{2\lambda_{22}}{\rho S b} \right) \frac{\overline{\dot{v}_{nc} \sin \theta_c}}{U_0^2} = \left(C_y^\alpha - \frac{2\lambda_{22}}{\rho S b} \right) G \quad (31)$$

Здесь $G = \sum_{n=1}^{n=13} G_n$

$$G_1 = (Sh_0) \mathcal{G}_0 \left\{ \begin{array}{l} -\frac{\cos \varphi}{2\lambda_p} (1 - 0.5\mathcal{G}_0^2) - \frac{\mathcal{G}_0^2 \cos \varphi}{8\lambda_p} (\cos^2 \varphi - 0.1667\mathcal{G}_0^2) - \\ -\frac{(Sh_0) \mathcal{G}_0 X}{2} (1 - 0.125\mathcal{G}_0^2) \end{array} \right\} \quad (32)$$

$$G_2 = (Sh_0) \mathcal{G}_0 \left\{ \begin{array}{l} \left[\begin{array}{l} \left(0.25 + \frac{0.0233}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} \right) - \\ \left(0.25 - \frac{0.0313}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \left(\frac{0.0238}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0194}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \cos^2 \varphi - \right. \\ \left. - \left(\frac{0.0468}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0342}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \sin^2 \varphi \right] \end{array} \right] \\ \frac{1.5\sqrt{2}\mathcal{G}_0 \sin \varphi \cos \varphi}{\lambda_p \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} - 0.5\mathcal{G}_0^2 \end{array} \right\} \quad (33)$$

$$G_3 = -\frac{\sqrt{2}(Sh_0) \mathcal{G}_0^2}{\lambda_p \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \left\{ \begin{array}{l} \left[\begin{array}{l} \left(0.25 - \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.07}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.041}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \sin \varphi \cos \varphi - \\ \left(0.125 - \frac{0.0586}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.1234}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \sin \varphi \cos^3 \varphi + \\ + \left(-\frac{0.0391}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0587}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0733}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \cos^4 \varphi \\ + \left(0.125 - \frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0469}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.1016}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \sin^3 \varphi \cos \varphi + \\ + \left(-\frac{0.07}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.1055}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.1318}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \sin^2 \varphi \cos^2 \varphi \end{array} \right] \\ -1.1667\mathcal{G}_0^2 \end{array} \right\} \quad (34)$$

$$G_4 = -\frac{\sqrt{2}(Sh_0)g_0}{\sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \left\{ \begin{aligned} & \left(0.5 - \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0938}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0586}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \cos \varphi - \\ & -1.5g_0^2 \left[\begin{aligned} & \left(0.125 + \frac{0.0118}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} \right) \cos^3 \varphi + \\ & + \left(0.125 - \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0586}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.041}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \sin^2 \varphi \cos \varphi \end{aligned} \right] + \\ & 0.75g_0^4 \left[\begin{aligned} & \left(0.0625 - \frac{0.1}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \cos^5 \varphi + \\ & + \left(0.125 - \frac{0.0782}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0752}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.1211}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \sin^2 \varphi \cos^3 \varphi + \\ & + \left(0.0625 - \frac{0.1485}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.07}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0983}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \sin^4 \varphi \cos \varphi \end{aligned} \right] \end{aligned} \right\} \quad (35)$$

$$G_5 = -\frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 g_0 X}{\sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \left\{ -g_0^2 \left[\left(0.5 - \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0938}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0586}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \sin \varphi - \right. \right. \\
\left. \left[\left(0.375 + \frac{0.0116}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0589}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \sin \varphi \cos^2 \varphi + \right. \right. \\
\left. \left. + \left(0.375 - \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0819}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0409}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \sin^3 \varphi \right] + \right. \\
\left. + 0.25g_0^4 \left[\left(0.3125 + \frac{0.0391}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0292}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.1106}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \sin \varphi \cos^4 \varphi + \right. \right. \\
\left. \left. + \left(0.625 - \frac{0.0156}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.1219}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.1015}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \sin^3 \varphi \cos^2 \varphi + \right. \right. \\
\left. \left. + \left(0.3125 - \frac{0.1172}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0867}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \sin^5 \varphi \right] \right\} \quad (36)$$

$$G_6 = \frac{\sqrt{2}(Sh_0) g_0 \cos \varphi}{\sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \left\{ -1.6667g_0^2 \left[\left(0.5 + \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0938}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0585}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} - \right. \right. \\
\left. \left[\left(0.375 + \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0819}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0586}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \cos^2 \varphi + \right. \right. \\
\left. \left. + \left(0.375 + \frac{0.0411}{(2\lambda_p^2 + 1)} \right) \sin^2 \varphi \right] \right\} \quad (37)$$

$$G_7 = \frac{\sqrt{2}(Sh_0)g_0^3 \cos \varphi}{\sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \left\{ \begin{aligned} & \left(0.125 - \frac{0.0469}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} \right) \cos^2 \varphi + \left(\frac{0.125 - \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)}}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0586}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.041}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \sin^2 \varphi - \\ & -0.8333g_0^2 \left[\left(\frac{0.0625 + \frac{0.2167}{(2\lambda_p^2 + 1)^2}}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} \right) \cos^4 \varphi + \left(\frac{0.125 - \frac{0.0782}{(2\lambda_p^2 + 1)}}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0752}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.2496}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \sin^2 \varphi \cos^2 \varphi + \right. \\ & \left. + \left(0.0625 - \frac{0.086}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.2322}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} \right) \sin^4 \varphi \right] \end{aligned} \right\} \quad (38)$$

$$G_8 = -\frac{\sqrt{2}(Sh_0)g_0^2 \lambda_p \sin \varphi \cos \varphi}{\sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \left\{ \begin{aligned} & \left(\frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.1172}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) - \\ & -1.1667g_0^2 \left[\left(\frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0469}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0587}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \cos^2 \varphi + \right. \\ & \left. + \left(\frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.0469}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0408}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \sin^2 \varphi \right] \end{aligned} \right\} \quad (39)$$

$$G_9 = \frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 X}{\sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \left\{ \begin{aligned} & \left[\left(0.5 + \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0938}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0585}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \cos^2 \varphi + \right. \\ & \left. + \left(0.5 - \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0938}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0586}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \sin^2 \varphi \right] - \\ & -0.6667 \mathcal{G}_0^2 \left[\left(0.75 + \frac{0.0235}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} \right) \sin^2 \varphi \cos^2 \varphi + \right. \\ & \left. + \left(0.375 - \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0819}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0409}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \sin^4 \varphi + \right. \\ & \left. + \left(0.375 + \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0813}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.06}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \cos^4 \varphi \right] \end{aligned} \right\} \quad (40)$$

$$G_{10} = \frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0 X \sin \varphi}{\sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \left\{ \begin{aligned} & \left(0.5 + \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0938}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0589}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) - \\ & - \mathcal{G}_0^2 \left[\left(0.125 + \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0586}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0586}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \cos^2 \varphi + \right. \\ & \left. + \left(0.125 + \frac{0.3632}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.8788}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \sin^2 \varphi \right] \end{aligned} \right\} \quad (41)$$

$$G_{11} = -\frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 g_0^3 X \sin \varphi}{\sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \left[\begin{aligned} & \left[\left(0.125 - \frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0469}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0391}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) - \right. \\ & \left. - \left(\frac{0.0625}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0234}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \cos 2\varphi + \left(\begin{aligned} & -\frac{0.0821}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \\ & + \frac{0.1153}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \end{aligned} \right) \cos^2 \varphi + \right. \\ & \left. + \left(\frac{0.0587}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0786}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \sin^2 \varphi \right] \\ & -0.6667g_0^2 \left[\begin{aligned} & \left(0.25 - \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0938}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.1478}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \cos^4 \varphi + \\ & + \left(\begin{aligned} & -0.0625 + \frac{0.1173}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \\ & - \frac{0.0856}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.04}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \end{aligned} \right) \sin^2 \varphi \cos^2 \varphi + \\ & + \left(0.0625 - \frac{0.0154}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \sin^4 \varphi \end{aligned} \right] \end{aligned} \right] \quad (42)$$

$$G_{12} = -\frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 g_0^2 \lambda_p X}{\sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \left[\begin{aligned} & \left[\left(0.5 - \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0938}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0586}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \cos^2 \varphi + \right. \\ & \left. + \left(0.5 + \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.3163}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0589}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \sin^2 \varphi \right] \\ & -g_0^2 \left[\begin{aligned} & \left(0.125 + \frac{0.0118}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} \right) (\cos^4 \varphi + \sin^4 \varphi) + \\ & + \left(0.25 + \frac{0.1171}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.018}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \sin^2 \varphi \cos^2 \varphi \end{aligned} \right] \end{aligned} \right] \quad (43)$$

$$G_{13} = -\frac{(Sh_0)^3 \mathcal{G}_0^2 \lambda_p X^2 \sin \varphi \cos \varphi}{\sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \left\{ -0.5 \mathcal{G}_0^2 \left[\left(-\frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{1}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) - \left[\left(-0.25 - \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.07}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0588}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \cos^2 \varphi + \left(\begin{array}{l} 0.25 - \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \\ + \frac{0.07}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \\ - \frac{0.5875}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \end{array} \right) \sin^2 \varphi \right] \right. \\ \left. + \left(\begin{array}{l} 0.25 + \\ + \frac{0.0235}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} \end{array} \right) \cos 2\varphi \right] \right\} \quad (44)$$

$$C_{T3} = -C_{yc}^{\omega_c} \frac{(Sh_0) \mathcal{G}_0}{2} \left\{ \frac{1}{\lambda_p} \cos \varphi + (Sh_0) \mathcal{G}_0 X (1 - 0.125 \mathcal{G}_0^2) \right\} \quad (45)$$

$$C_{T4} = -C_{yc}^{\omega_c} \left(\sum_{n=1}^{n=3} K_n \right) \quad (46)$$

$$K_1 = (Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 \left\{ -\frac{1}{2} (1 - 0.125 \mathcal{G}_0^2) + \frac{\sqrt{2} \mathcal{G}_0}{2\sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \sin \varphi \cos^2 \varphi \left[0.5 + \frac{0.0469}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0171}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \right] - \frac{\sqrt{2}}{2\mathcal{G}_0 \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \sin \varphi \right\} \left\{ -\mathcal{G}_0^2 \left[\left(\begin{array}{l} 1 - \frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.1875}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \\ - \frac{0.1172}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{0.1025}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \end{array} \right) - \left(\begin{array}{l} 0.5 - \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0938}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \\ - \frac{0.0586}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} + \frac{0.0854}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \end{array} \right) + \left(\begin{array}{l} -0.25 + \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.0703}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \\ + \frac{0.0586}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} - \frac{0.0427}{(2\lambda_p^2 + 1)^4} \end{array} \right) \cos 2\varphi \right] \right\} \quad (47)$$

$$K_2 = \frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 g_0^2 \lambda_p}{\sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \cos^2 \varphi \left\{ \begin{array}{l} \left[\left(0.5 + \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0938}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.3517}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) - \right. \\ \left. -0.6667 g_0^2 \left[\left(0.375 + \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.082}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.1758}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \cos^2 \varphi + \right. \right. \\ \left. \left. + \left(0.375 + \frac{0.0352}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} \right) \sin^2 \varphi \right] \right\} \quad (48)$$

$$K_3 = \frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 g_0^2 \lambda_p}{\sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \sin^2 \varphi \left\{ \begin{array}{l} \left[\left(0.5 - \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0938}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0586}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) - \right. \\ \left. -0.6667 g_0^2 \left[\left(0.375 + \frac{0.0352}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} \right) \cos^2 \varphi + \right. \right. \\ \left. \left. + \left(0.375 - \frac{0.1055}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.1935}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right) \sin^2 \varphi \right] \right\} \quad (49)$$

$$C_{T5} = -\frac{\pi}{2} \left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{\lambda_p^2} \left[0.5 - 0.1875 g_0^2 (2 - \cos 2\varphi) + 0.0469 g_0^4 (1 + 4 \sin^2 \varphi) \right] - \\ - \frac{g_0}{\lambda_p} \sin \varphi (1 - 0.875 g_0^2) + g_0^2 (0.5 - 0.3125 g_0^2) + \\ + \frac{2(Sh_0) g_0 X}{\lambda_p} \cos \varphi (0.5 - 0.125 g_0^2) + \\ + \frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X^2}{2} (1 - 0.125 g_0^2) \end{array} \right\} \quad (50)$$

$$C_{T6} = -C \left\{ \begin{array}{l} (1 - 0.25 g_0^2) + \frac{1}{2\lambda_p^2} \left[1 - 0.125 g_0^2 (2 - \cos 2\varphi) \right] + \\ \frac{2(Sh_0) g_0 X}{\lambda_p} \cos \varphi (0.5 - 0.125 g_0^2) + \frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X^2}{2} (1 - 0.125 g_0^2) \end{array} \right\} \quad (51)$$

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

$$X_i \leq \frac{\rho \pi S v_n^2}{4}, \quad (52)$$

где S – площадь одной стороны крыла, v_n – нормальная скорость крыла. Было показано, что это выражение является достаточным приближением при расчетах пропульсивных характеристик крыла в случаях умеренных удлинений $2 \leq \lambda \leq 5$ или когда доля индуктивного сопротивления мала в общем балансе гидродинамических сил. В общем случае, когда значения удлинения крыла не ограничиваются указанными выше пределами, может быть получено более корректное выражение для индуктивного сопротивления (Пушков и др., 2009).

$$Sh_0 = \omega b / U_0 - \text{число Струхалия, } \lambda_p = U_0 / \omega y_0 .$$

Полученные формулы нетрудно преобразовать для очень важных случаев чисто линейных и чисто угловых колебаний крыла. В первом случае полагаем $\mathcal{G} = 0$, во втором $\lambda_p = \infty$.

Для чисто линейных колебаний

$$C_{T1} = C_y \left(0.5 \frac{1}{\lambda_p^2} \right), \quad (53)$$

$$C_{T2} = C_{T3} = C_{T4} = 0, \quad (54)$$

$$C_{T5} = -\frac{\pi}{2} \left(0.5 \frac{1}{\lambda_p^2} \right). \quad (55)$$

$$C_{T6} = -C \left(1 + \frac{0.5}{\lambda_p^2} \right), \quad (56)$$

для угловых колебаний

$$C_{T1} = C_y \left[\frac{\mathcal{G}_0^2 (Sh_0)^2 X^2}{2} (1 - 0.125 \mathcal{G}_0^2) \right], \quad (57)$$

$$C_{T2} = - \left(C_y^{\dot{\alpha}} - \frac{2\lambda_{22}}{\rho S b} \right) (G_1 + G_{12}), \quad (58)$$

где

$$G_1 = -\frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X}{2} (1 - 0.125g_0^2) \quad (59)$$

$$G_{12} = -\frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X}{2} (1 - 0.25g_0^2) \quad (60)$$

$$C_{T3} = -C_y^{\omega_z} \frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X}{2} (1 - 0.125g_0^2), \quad (61)$$

$$C_{T4} = 0.1875 C_{yc}^{\omega_z} (Sh_0)^2 g_0^4, \quad (62)$$

$$C_{T5} = -\frac{\pi}{2} \left\{ g_0^2 (0.5 - 0.3125g_0^2) + \frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X^2}{2} (1 - 0.125g_0^2) \right\} \quad (63)$$

$$C_{T6} = -C \left\{ (1 - 0.25g_0^2) + \frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X^2}{2} (1 - 0.125g_0^2) \right\} \quad (64)$$

Положив $\varphi = \frac{\pi}{2}$, получим наиболее распространенный в исследованиях вариант кинематических параметров, когда в процессе колебаний крыла угловые колебания опережают линейные на 90 градусов. В этом случае

$$C_{T1} = \frac{C_y^\alpha \overline{v_{nc} V_{yc}}}{U_0^2} = C_y^\alpha \left\{ \frac{1}{2\lambda_p^2} [1 - 0.375g_0^2] - \frac{g_0}{2\lambda_p} (1 - 0.125g_0^2) \right. \\ \left. + \frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X^2}{2} (1 - 0.125g_0^2) \right\} \quad (65)$$

$$C_{T2} = \left(C_y^\alpha - \frac{2\lambda_{22}}{\rho S b} \right) \frac{\overline{b \dot{v}_{nc} \sin \theta_c}}{U_0^2} = \left(C_y^\alpha - \frac{2\lambda_{22}}{\rho S b} \right) G \quad (66)$$

$$\text{Здесь } G = \sum_{n=1}^{n=13} G_n, \quad (67)$$

где

$$G_1 = -\frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X}{2} (1 - 0.125g_0^2), \quad (68)$$

$$G_2 = G_3 = G_4 = G_6 = G_7 = G_8 = G_{13} = 0, \quad (69)$$

$$G_5 = -\frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0 X}{\sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \left\{ \begin{aligned} &0.5 - \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0938}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0586}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} - \\ &- \mathcal{G}_0^2 \left[0.375 - \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0819}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0409}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right] + \\ &+ 0.25 \mathcal{G}_0^4 \left[0.3125 - \frac{0.1172}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0867}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right] \end{aligned} \right\} \quad (70)$$

$$G_9 = \frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 X}{\sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \left\{ \begin{aligned} &0.5 - \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0938}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0586}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} - \\ &- 0.6667 \mathcal{G}_0^2 \left[0.375 - \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0819}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0409}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right] \end{aligned} \right\} \quad (71)$$

$$G_{10} = \frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0 X}{\sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \left\{ \begin{aligned} &0.5 + \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} + \frac{0.0938}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0589}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} - \\ &- \mathcal{G}_0^2 \left[0.125 + \frac{0.3632}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.8788}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right] \end{aligned} \right\} \quad (72)$$

$$G_{11} = -\frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^3 X}{\sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \left\{ \begin{aligned} &0.125 + \frac{0.1056}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} - \frac{0.0943}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} - \\ &- 0.6667 \mathcal{G}_0^2 \left[0.0625 - \frac{0.0154}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} \right] \end{aligned} \right\} \quad (73)$$

$$G_{12} = -\frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 \lambda_p X}{\sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \left\{ \begin{aligned} &0.5 + \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} - \frac{0.3163}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} + \frac{0.0589}{(2\lambda_p^2 + 1)^3} - \\ &- \mathcal{G}_0^2 \left[0.125 + \frac{0.0118}{(2\lambda_p^2 + 1)^2} \right] \end{aligned} \right\} \quad (74)$$

$$C_{T3} = -C_{yc}^{\omega_z} \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 X}{2} (1 - 0.125 \mathcal{G}_0^2), \quad (75)$$

$$C_{T4} = -C_{yc}^{\omega_z} \left(\sum_{n=1}^{n=3} K_n \right), \quad (76)$$

где

$$K_1 = (Sh_0)^2 g_0^2 \left\{ \frac{-\frac{1}{2}(1-0.125g_0^2) - \frac{\sqrt{2}}{2g_0\sqrt{2\lambda_p^2+1}} \left[1 - \frac{0.25}{(2\lambda_p^2+1)} + \frac{0.1875}{(2\lambda_p^2+1)^2} - \frac{0.1172}{(2\lambda_p^2+1)^3} + \frac{0.1025}{(2\lambda_p^2+1)^4} - \right. \right.}{-g_0^2 \left[0.75 - \frac{0.25}{(2\lambda_p^2+1)} + \frac{0.1641}{(2\lambda_p^2+1)^2} - \frac{0.1172}{(2\lambda_p^2+1)^3} + \frac{0.1281}{(2\lambda_p^2+1)^4} \right]} \left. \right\} \quad (77)$$

$$K_2 = 0 \quad (78)$$

$$K_3 = \frac{\sqrt{2}(Sh_0)^2 g_0^2 \lambda_p}{\sqrt{(2\lambda_p^2+1)}} \left\{ \frac{0.5 - \frac{0.125}{(2\lambda_p^2+1)} + \frac{0.0938}{(2\lambda_p^2+1)^2} - \frac{0.0586}{(2\lambda_p^2+1)^3} -}{-0.6667g_0^2 \left[0.375 - \frac{0.1055}{(2\lambda_p^2+1)^2} + \frac{0.1935}{(2\lambda_p^2+1)^3} \right]} \right\}, \quad (79)$$

$$C_{T5} = -\frac{\pi}{2} \left\{ \frac{\frac{1}{\lambda_p^2} [0.5 - 0.5625g_0^2 + 0.2345g_0^4] - \frac{g_0}{\lambda_p} (1 - 0.875g_0^2) + g_0^2 (0.5 - 0.3125g_0^2) + \frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X^2}{2} (1 - 0.125g_0^2)}{\right\}, \quad (80)$$

$$C_{T6} = -C \left\{ (1 - 0.25g_0^2) + \frac{1}{2\lambda_p^2} (1 - 0.375g_0^2) + \frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X^2}{2} (1 - 0.125g_0^2) \right\} \quad (81)$$

Полученные формулы могут быть использованы при проектировании плавниковых движителей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Объектом исследования являются дельфины и рыбы. Цель работы – исследование акустических и двигательных способностей дельфинов, а также электролокационных и коммуникационных способностей морских рыб. Проведено аналитическое сравнение систем тонических (а с морфологической точки зрения – ампулированных) и фазных (бугорковых) электрорецепторов морских и пресноводных слабоэлектрических рыб. Оба класса рецепторов включены в систему обработки электрокоммуникационных сигналов рыб и эффективным стимулом для каждого из них является разность потенциалов на сенсорном эпителии. Ампулярные рецепторы участвуют главным образом в системе обнаружения внешних электрических полей, не связанных своим происхождением с работой электрических органов (так называемая пассивная электроориентация), в то время как бугорковые – в системе активной электролокации. Анализ как морфологических, так и функциональных различий в системах этих двух классов электрорецепторов показывает, что их чувствительность к слабым электрическим полям определяется способами их иннервации и механизмами кодирования поступающей информации.

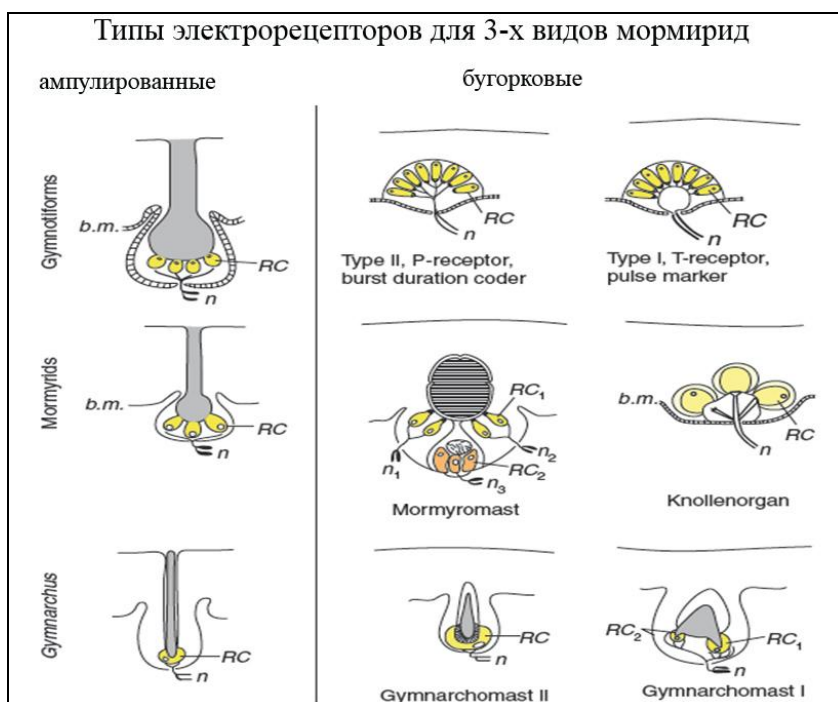


Рис. Морфологические различия электрорецепторов пресноводных слабоэлектрических мормирид: ампулированные (слева) имеют непосредственный выход в окружающую среду, тогда как бугорковые (справа) отделены от нее слоем эпидермиса.

Именно высокоразвитая и исключительно точная «настройка» электрорецепторов на амплитудные и частотные характеристики электрических сигналов обеспечивает слабоэлектрическим рыбам выполнение уникальных электролокационных и коммуникационных функций.

Разработана методика, позволяющая с высоким временным разрешением отслеживать изменения чувствительности слуха китообразных (сдвиги слуховых порогов). Разработанная методика основана на применении метода неинвазивной регистрации слуховых вызванных потенциалов в сочетании с тест-сигналами в виде ритмических серий коротких тональных посылок.

Получены расчетные формулы для оценки гидродинамических сил, производимых жестким плоским крылом, при произвольном фазовом сдвиге между линейными и угловыми колебаниями. Полученные формулы могут быть использованы при проектировании плавниковых движителей.

Поставленные задачи выполнены в полном объеме.

Список литературы.

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.

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

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.

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.

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..

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.

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.

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.

Белоцерковский С.М. О коэффициентах вращательных производных // Тр. ЦАГИ. 1958. Вып.725. С. 5-28.

Белоцерковский С.М., Скрипач Б.К., Табачников В.Г. Крыло в нестационарном потоке газа. М.: Наука. 1971. 767 с.

Горелов Д.Н. Методы решения плоских краевых задач теории крыла. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2000 – 215с.

Некрасов А.И. Теория крыла в нестационарном потоке. М.: Издательство АН СССР. М.-Л., 1947. 258 с.

Пушков С.Г., Е.В. Романенко, В.Н. Лопатин. (2009) Индуктивное сопротивление жесткого крыла // Успехи современной биологии. Т. 129. №1. С. 105-114.

Романенко Е.В. Гидродинамика рыб и дельфинов. Москва. КМК. 2001. 412 с

Седов Л.И. Плоские задачи гидродинамики и аэродинамики. М.: Наука. 1966

Bullock TH, Heiligenberg W (eds) (1986) Electroreception. New York: John Wiley & Sons

Garrick, I. E., Nonsteady Wing Characteristics // Division F., Vol. VII High Speed Aerodynamics and Jet Propulsion; Aerodynamic Components of Aircraft at High Speeds. Eds. Donovan, A. F. and Lawrence, H. R., Princeton University Press, Princeton, NJ, 1957, pp. 658-793.

Hagedorn M, Womble M, Finger TE (1990) Synodontid catfish: a new group of weakly electric fish. Behavior and anatomy. // Brain Behav Evol 35: pp. 268–277.

Lighthill M. S. Hydromechanics of aquatic animal propulsion // Annu. Re Fluid Mech. 1969. Vol. 1. Palo Alto Calif. Annual Revs. pp. 413—446

Moller P (1995) Electric Fishes: History and Behavior. London: Chapman & Hall.

Moller, P. and Fritsch, B.: 1993, 'From Electroreception to Electroreception: The Problem of Understanding a Non-human Sense', Journal of Comparative Physiology A, 173, pp. 734-737.

Romanenko E.V. Fish and Dolphin Swimming. Spfia-Moscow. PENSOFT. 2002

Wu T. Y.-T. Hydromechanics of swimming propulsion. Pt 1. Swimming of a two-dimensional flexible plate at variable forward speeds in an inviscid fluid // J. Fluid Mech. 1971. Vol. 46. Pt 2. pp. 337—355.