

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
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 2013 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 2013

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

Проведены экспериментальные работы по исследованию траекторий движения электрочувствительных рыб при их ориентации в слабых электрических полях однородного и дипольного типов. Для регистрации положения рыбы в аквариуме использовалась видеокамера, программа обработки изображений, написанная в среде *Matlab* и компьютер. Показано, что в зависимости от параметров предъявляемого электрического поля возможно наблюдать, как скопление траекторий вблизи его источника, так и избегание поля (в случаях более сильных напряженностей).

На китах белухах *Delphinapterus leucas* изучался временный сдвиг порогов (ВСП) после воздействия интенсивного шумового сигнала. Максимальный ВСП (более чем 60 дБ через 1.5 мин после окончания экспозиции шума) и наиболее длительное восстановление нормальной чувствительности (более 1 ч) вызывалось низкочастотными шумами с центральной частотой 11.2 и 22.5 кГц. При центральных частотах шума 45 и 90 кГц эффект подавления чувствительности снижался. Была отмечена существенная разница в степени влияния интенсивного шума между двумя подопытными животными.

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

Обозначения и сокращения

ВСП – временный сдвиг порога.

ПСП – перманентный сдвиг порога.

PTS –permanentthresholdshift.

КСВП – коротколатентный слуховой вызванный потенциал.

ПСО – потенциал следования огибающей.

КПД – коэффициент полезного действия.

СОДЕРЖАНИЕ

	ВВЕДЕНИЕ	
	ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ	
1.		
2.	Влияние на слуховую чувствительность кита белухи интенсивных шумовых сигналов	
	шумовых сигналов	
2.1.	Постановка задачи	
2.2.	Материал и методика	
2.4.	Результаты	
2.4.	Обсуждение результатов	
3	Мощность, развиваемая плоским жестким крылом при произвольном фазовом сдвиге между линейными и угловыми колебаниями.	
	ЗАКЛЮЧЕНИЕ	
	СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	47

ВВЕДЕНИЕ

На китах белухах *Delphinapterus leucas* изучался временный сдвиг порогов (ВСП) после воздействия интенсивного шумового сигнала. Пороги определялись с помощью электрофизиологического метода неинвазивной регистрации коротколатентных слуховых потенциалов, позволяющего отслеживать быстрые изменения чувствительности. В качестве подавляющего звука применяли полуоктавные шумы с центральной частотой от 11.2 до 90 кГц интенсивностью 165 дБ относительно 1 мкПа и длительностью экспозиции от 1 до 30 мин. Эффект подавляющего шума определялся с помощью тестовых тональных посылок с частотой от -0.5 до $+1.5$ октав относительно центральной частоты шума. Наибольший эффект шума (наибольший ВСП) проявлялся при частоте тест-сигнала $+0.5$ октавы. Максимальный ВСП (более чем 60 дБ через 1.5 мин после окончания экспозиции шума) и наиболее длительное восстановление нормальной чувствительности (более 1 ч) вызывалось низкочастотными шумами с центральной частотой 11.2 и 22.5 кГц. При центральных частотах шума 45 и 90 кГц эффект подавления чувствительности снижался. Была отмечена существенная разница в степени влияния интенсивного шума между двумя подопытными животными.

Продолжены исследования по моделированию хвостовой лопасти дельфинов жестким крылом-двигателем. Получены расчетные формулы для оценки мощности, развиваемой жестким крылом, при произвольном фазовом сдвиге между линейными и угловыми колебаниями.

ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ

2. Влияние на слуховую чувствительность кита белухи интенсивных шумовых сигналов

На китах белухах *Delphinapterus leucas* изучался временный сдвиг порогов (ВСП) после воздействия интенсивного шумового сигнала. Пороги определялись с помощью

электрофизиологического метода неинвазивной регистрации коротколатентных слуховых потенциалов, позволяющего отслеживать быстрые изменения чувствительности. В качестве подавляющего звука применяли полуоктавные шумы с центральной частотой от 11.2 до 90 кГц интенсивностью 165 дБ относительно 1 мкПа и длительностью экспозиции от 1 до 30 мин. Эффект подавляющего шума определялся с помощью тестовых тональных посылок с частотой от -0.5 до $+1.5$ октав относительно центральной частоты шума. Наибольший эффект шума (наибольший ВСП) проявлялся при частоте тест-сигнала $+0.5$ октавы. Максимальный ВСП (более чем 60 дБ через 1.5 мин после окончания экспозиции шума) и наиболее длительное восстановление нормальной чувствительности (более 1 ч) вызывалось низкочастотными шумами с центральной частотой 11.2 и 22.5 кГц. При центральных частотах шума 45 и 90 кГц эффект подавления чувствительности снижался. Была отмечена существенная разница в степени влияния интенсивного шума между двумя подопытными животными.

2.1. Постановка задачи

В настоящее время большое внимание уделяется проблеме влияния антропогенных шумов на морских млекопитающих (Southall et al., 2007; Moore et al., 2012). Толчком к развитию этого направления послужили получившие широкую огласку случаи массовой гибели зубатых китообразных (выброс животных на сушу), которые совпали по времени и месту с военно-морскими учениями, проводившимися с использованием мощных ультразвуковых локаторов (Zirbe et al., 2011). Предполагалось, что интенсивные ультразвуковые импульсы, которые по своей частоте совпадали с диапазоном воспринимаемых зубатыми китообразными сигналов, 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 (временный 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, при которых возникает ВСП и происходит переход ВСП в ПСП. Прямой перенос результатов, полученных на наземных млекопитающих и человеке, на зубатых китообразных невозможен. Эти животные обладают чувствительным высокочастотным слухом, возможности которого значительно превосходят возможности слуха наземных млекопитающих, включая человека (см. обзоры Попов, 2003а,б; 2005; Supin et al., 2001; Au, Hastings, 2008). Слуховая система зубатых китообразных является частью эхолокатора, который у этих животных служит основным инструментом ориентации под водой (Au, 1993). В ходе адаптации слуховой системы к водной среде обитания существенным изменениям подвергся периферический отдел слухового анализатора, кардинальным образом изменились пути проведения звука к структурам улитки (Ketten, 2000; Nummela et al., 2004; Thewissen et al., 2007).

История исследований влияния шума на слух зубатых китообразных насчитывает не более 20 лет. Вызвать у животного ПСП (необратимые изменения порога) не представляется возможным по биоэтическим соображениям. Основное внимание уделяется изучению условий возникновения ВСП. Считается, что на основе данных по ВСП удастся рассчитать параметры звуков, вызывающих ПСП (Southall et al., 2007).

В изучении влияния шума на слух китообразных сформировалось два различных подхода. Первый подход 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 (Finneran et al.,

2000; Finneran et al., 2002). Этот подход, несмотря на свою наглядность, имеет существенный недостаток: при изменении, например, параметров гидролокаторов или способов забивания свай в морское дно необходимо начинать исследование сначала, уже с новыми характеристиками стимулов. Второй – направлен на систематическое изучение влияния относительно простых по своим характеристикам шумовых и тональных сигналов на слух. Этот подход в идеале дает возможность создать модель, описывающую поведение слуховой системы при действии разнообразных интенсивных звуков и рассчитывать последствия воздействия уже конкретных антропогенных шумов на слуховую систему китообразных. При создании подобной модели приходится учитывать, 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. Получение подобного массива данных на представителях китообразных весьма трудоемко. Данные, полученные на настоящий момент, пока неполны.

При исследовании характеристик слуха зубатых китообразных хорошо зарекомендовал себя электрофизиологический метод неинвазивной регистрации коротколатентных слуховых вызванных потенциалов (КСВП). Преимуществами этого метода являются возможность работы на неподготовленных, недрессированных животных; относительная быстрота получения экспериментальных данных; хорошо контролируемые акустические условия проведения экспериментов; полная безвредность для животных. Амплитуда регистрируемых КСВП у зубатых китообразных на порядок больше, чем у человека, что значительно повышает точность измерений. Использование электрофизиологического подхода позволило сравнить основные характеристики слуха у нескольких видов зубатых китообразных (Supin et al., 2001). Использование электрофизиологического метода при изучении влияния интенсивных звуков на слуховую

чувствительность зубатых китообразных продемонстрировало его эффективность (Nachtigal et al., 2004; Finneran et al., 2007; Popov et al., 2011).

На основании этих исходных данных, целью настоящего проекта было исследование условия возникновения ВСП при помощи электрофизиологического метода. Исследовалась величина ВСП и процесс восстановления чувствительности слуха в зависимости от длительности подавляющего сигнала и его частотных характеристик у представителя зубатых китообразных – белухи (*Delphinapterus leucas*).

2.2. Материал и методика

Исследование было выполнено на базе Утришской морской станции Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. Объектами исследования были две молодые особи кита белухи (*Delphinapterus leucas*) возрастом около двух лет, самец и самка. Животные содержались в бассейне $9 \times 4 \times 1.2$ м, наполненном морской водой.

На время измерений животное в специальных звукопроницаемых носилках помещали в экспериментальную ванну размерами $4.5 \times 0.85 \times 0.6$ 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 присоски. Активный электрод фиксировался на поверхности головы по средней линии в 7 см каудальнее дыхала. Индифферентный электрод крепился на спине. Оба электрода были над поверхностью воды. Регистрируемые потенциалы при помощи экранированных кабелей подавались на вход усилителя, который обеспечивал усиление 60 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 использовали метод когерентного усреднения относительно начала стимула (от 100 до 500 оригинальных записей).

В качестве тестовых стимулов, с помощью которых определяли слуховую чувствительность животного, использовали 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. 1 А). 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. 1 Б) 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 (Supin, Popov, 2007). В то же время, стимул был достаточно узкополосным, чтобы отнести измеряемую чувствительность к определенной звуковой частоте. Частота предъявления серий тональных посылок была 16/с.

В качестве подавляющего шума использовали полуоктавный шум с центральными частотами от 11.2 до 90 кГц.

Тестовые стимулы и подавляющие сигналы синтезировались на компьютере с частотой дискретизации 512 кГц и переводили в аналоговую форму с помощью платы сбора данных DAQ-6062E (NationalInstrument, USA), усиливали и проигрывали животному через аттенуатор и пьезокерамические излучатели ITS-1032 (InternationalTransducerCorporation, USA) для частот от 8 до 45 кГц или и 8104 (Bruel&Kjaer, Denmark) для частот 64-128 кГц. Излучатели размещали на расстоянии 1 м перед головой животного. Уровень звуковых сигналов контролировали при помощи

калиброванного гидрофона 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.

Для регистрации вызванного потенциала из записи электрической активности выделяли отрезки длительностью 25 мс, синхронные с началом тестового стимула. Отрезки усредняли по ходу эксперимента. 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 частотного спектра ответа. Амплитуда спектрального пика на частоте 1 кГц принималась за величину ответа.

Использовали два различных метода определения порогов: для определения фоновых порогов и 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. Строился 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 принимали за порог возникновения ответа (Supin, Popov, 2007).

Для отслеживания динамики изменения порогов после предъявления подавляющего шума использовался метод адаптивного изменения интенсивности сигнала в околопороговой области (“метод лестницы”). В зависимости от того, появлялся ли ответ при некоторой интенсивности или нет, в следующем предъявлении интенсивность либо понижалась, либо повышалась на 5 дБ. Данная процедура требует определения непосредственно в ходе опыта наличия ответа или его отсутствия. 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 принимали 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. Обычно для получения четкого ответа требовалось от 100 до 500 усреднений. При предъявлении тестового стимула с частотой 16/с процесс усреднения занимал от 6 до 31 с. Выбирались точки реверсии –перехода от повышения интенсивности к ее понижению и наоборот. Среднее значение интенсивности между парами соседних точек реверсии принимали за текущее значение порога, соответствующее моменту времени, также определяемому как среднее значение между точками реверсии.

Интенсивность подавляющей шумовой посылки была 165 дБ относительно 1 мкПа. Шум предъявляли в течение 1, 3, 10 или 30 мин.Изменение порогов после подавляющего шума отслеживали не дольше 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.

2.3. Результаты

Характеристики ответов на тестовый стимул.

В ответ на тестовый стимул, представляющий собой серию тональных посылок с частотой следования 1000 Гц, в слуховой системе белухи возникает ритмическая реакция: серия колебаний потенциала с частотой 1000 Гц – потенциал следования огибающей (ПСО, рис. 2, А). Частотный спектр этого ответа имеет отчетливый пик на частоте 1000 Гц (рис. 2, Б). Ответ имеет латентный период около 5 мс и продолжается после окончания

стимула также в течение 5 мс. Эта задержка ответа относительно стимула указывает на физиологическое происхождение регистрируемых потенциалов. Амплитуда ответа зависит от интенсивности тестового стимула: величина потенциала и спектрального пика (1000 Гц) падают с уменьшением уровня сигнала и исчезают в шуме при достижении порога (на рис. 2 А – при интенсивности около 55 дБ относительно 1 мкПа). Зависимость величины ответа, оцениваемой по амплитуде спектрального пика 1000 Гц, от интенсивности стимула (рис. 2 В) хорошо аппроксимируется прямой линией регрессии ($r^2 = 0.98$). Построение линий регрессии использовалось для определения фоновых порогов перед предъявлением подавляющего шума (56 дБ на рис. 2).

Для отслеживания порогов после предъявления подавляющего шума использовался метод, основанный на околопороговых регистрациях ответа. Отслеживался переход от кривой с наличием ответа к кривой с его отсутствием (на рис. 2 В – от 60 к 55 дБ). Эти переходы от наличия ответа к его отсутствию и наоборот использовались для определения изменения порога по методу “лестницы”. Пороги, определяемые этими двумя методами (метод линии регрессии и метод “лестницы”), могли отличаться на величину от 1.25 до 2 дБ (1.5 дБ на рис. 2 В).

Пример определения порога по методу “лестницы” представлен на рис. 3. Уровни тестовых стимулов изменялись в зависимости от наличия ответа или его отсутствия в сторону понижения или повышения с шагом 5 дБ (рис. 3 А). 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. 3, а трехшаговый (15 дБ). Из этих последовательностей выбирались точки реверсии, промежуточные уровни игнорировались. Средние значения уровней между локальными минимумами и максимумами принимались за значения порогов. Разницу между текущим порогом и фоновым порогом, измеренным до предъявления подавляющего шума, принималось за значение ВСП.

Изменение чувствительности слуха после предъявления подавляющего шума можно выделить двумя параметрами: величиной ВСП сразу после окончания шума и временем восстановления порога до фонового уровня. На рис. 3 Б представлены примеры, демонстрирующие величину ВСП и ход восстановления чувствительности. Наиболее точно и объективно может быть оценено послеэкспозиционное значение ВСП; точка на оси времени, соответствующая полному восстановлению чувствительности, может определяться со значительной погрешностью. Мы оценивали максимальную величину ВСП через 1.5 мин после окончания шума – это самый короткий интервал измерения ВСП, представленный во всех сериях. Ниже мы обозначаем его как ВСП_{1.5}. Для функций, представленных на рис. 3 Б, эти значения составили, соответственно, 2.5, 22.5 и 42.5 дБ соответственно.

Фоновые пороги.

Перед экспериментами с предъявлением подавляющего шума были проведены измерения фоновых порогов у обоих животных. Полные аудиограммы животных с $\frac{1}{4}$ октавным частотным шагом представлены на рис. 4. И у самки, и у самца наиболее низкие пороги (46–52 дБ относительно 1 мкПа) были получены в диапазоне частот от 32 до 90 кГц. Разница в порогах между двумя экспериментальными животными не превышала 5 дБ. Перед каждой сессией предъявления подавляющего шума повторно измерялся фоновый порог на частоте тестового стимула. Эксперимент (предъявление шума) начинался только в том случае, если фоновый порог не отличался более чем на ± 5 дБ от значения порога на аудиограмме данного животного.

Зависимость ВСП от частотного диапазона.

В этой серии экспериментов интенсивность подавляющего шума была равна 165 дБ относительно 1 мкПа и длительность экспозиции шума составляла 10 мин. Исследовали

зависимость хода восстановления порогов от центральной частоты подавляющего шума: 11.2, 22.5, 45 и 90 кГц. Для каждого варианта шума измерялся сдвиг порога и ход его восстановления для нескольких частот тестового стимула: 0.5 октавы ниже центральной частоты шума, равной центральной частоте шума, 0.5, 1, и 1.5 октавы выше частоты шума. Ниже эти частоты тестового сигнала обозначены соответственно как частоты -0.5 , 0 , $+0.5$, $+1$ и $+1.5$ октавы. Таким образом, для каждого варианта шума был получен фрагмент аудиограммы с полуоктавным шагом и зависимость этой аудиограммы от времени после окончания действия шума. Только для шума с центральной частотой 90 кГц были измерены пороги в интервале от -0.5 до $+0.5$ октавы. Частоты $+1$ и $+1.5$ октавы (соответственно 180 кГц и 256 кГц) находятся за диапазоном воспринимаемых белухой частот.

Фрагменты аудиограмм, полученные через 1.5, 5, 15, 30 и 60 мин после экспозиции, представлены на рис. 5 и 6 параллельно с фоновыми аудиограммами. Графики демонстрируют резкое понижение чувствительности слуха (повышение слуховых порогов) сразу после окончания действия шума (1.5 мин). В большинстве случаев это повышение порогов наблюдается в диапазоне от -0.5 до $+1.5$ октавы относительно центральной частоты шума, с максимальным повышением порогов на частоте $+0.5$ октавы. Снижение чувствительности (ВСП) на наиболее чувствительной тестовой частоте ($+0.5$ октавы) варьировало от нескольких дБ (самец, шум 90 кГц) до 63 дБ (самка, шум 22.5 кГц). Анализ этих данных позволяет сделать следующие обобщения.

– Наибольший эффект подавления проявлялся на частотах выше центральной частоты шума. В большинстве случаев это происходило при интервале частоты тестового стимула $+0.5$ октавы. При такой частоте тестового стимула наибольшие значения ВСП_{1.5} у самца составили 42.5 дБ и у самки 63 дБ (рис. 6, а, б – 22.5 кГц).

– Эффект подавляющего шума зависел от его центральной частоты. Из четырех протестированных частот шума наиболее эффективным был шум с центральной частотой

22.5 кГц. Как отмечено выше, на частоте теста +0.5 октавы этот шум вызывал у самца ВСП1.5 величиной 42.5 дБ, а у самки 63 дБ. Шум частотой 11.2 кГц был также очень эффективен: у самки при частотах тестового стимула +1 и + 1.5 октавы эффекты подавления были сравнимыми с действием шума 22.5 кГц. С увеличением частоты шума выше 22.5 кГц (45 и 90 кГц) значения ВСП1.5 уменьшались.

– Наблюдалась существенная разница между действием подавляющего шума у самки и самца. Наиболее эффективный шум 22.5 кГц вызывал ВСП1.5 величиной 42.5 дБ у самца и 63 дБ у самки; таким образом, разница достигала 20.5 дБ.

2.4. Обсуждение результатов

Настоящая работа представляет собой первую попытку получения данных о формировании ВСП у представителя китообразных в достаточно широком диапазоне воспринимаемых частот. Мы использовали подавляющий шум с центральной частотой от 11.2 до 90 кГц. К сожалению, мы не могли исследовать влияние более низкочастотных шумов, так как генерировать мощные низкочастотные сигналы в условиях данного эксперимента (положение экспериментального животного у поверхности воды) не представлялось возможным.

Отличительной чертой данного исследования явилось также высокое временное разрешение отслеживания изменений чувствительности слуха. Используемый нами метод определения порогов возникновения вызванных потенциалов позволял определять порог практически сразу после окончания подавляющего шума с временным шагом 0.5–1 мин. С таким же временным разрешением может отслеживаться и процесс восстановления чувствительности. Такая скорость определения порогов значительно превосходит возможности поведенческих измерений, а также используемых других вариантов

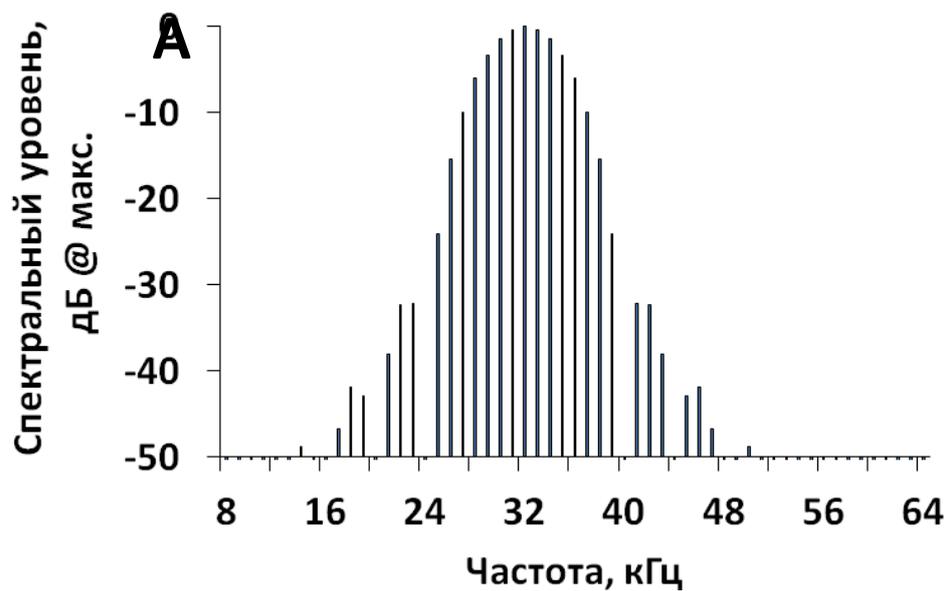
электрофизиологических методов (Nachtigalletal., 2004; Finneranetal., 2007; Finneranetal., 2010a). Как показывают результаты данного исследования, прослеживание с хорошим временным разрешением постэкспозиционного изменения порогов важно для полноценной характеристики влияния подавляющего шума на слух, поскольку динамика восстановления порогов значительно различается при разных условиях экспозиции.

В некоторых работах, выполненных на разных видах зубатых китообразных, подчеркивается, что наибольший эффект подавляющий звуковой сигнал оказывает на частотные области слуха, расположенные на расстоянии 0.5–1 октавы выше по частотной шкале (Schlundtetal., 2000; Nachtigalletal., 2004; Finneranetal., 2005, 2007; Luckeetal., 2009; Mooneyetal., 2009; Popovetal., 2011). Наши данные подтверждают это свойство ВСП у зубатых китообразных, а также демонстрируют, что эта особенность сохраняется для очень широкого диапазона воспринимаемых этими животными частот, от 11.2 кГц до верхней частотной границы слуха. Во всех сериях, за исключением одной (11.2 кГц шум у самки), данные демонстрируют действие подавляющего шума в диапазоне около 2 октав, от –0.5 до +1.5 октав относительно центральной частоты шума, с наибольшим эффектом на частоте +0.5 октавы. Учитывая результаты данной работы и результаты, полученные другими авторами, можно предположить, что данная картина распределения ВСП по частотной шкале характерна для всех зубатых китообразных.

В большинстве работ, выполненных до настоящего времени, тестировалось ограниченное количество подавляющих сигналов. Анализируя данные этих работ, Финнеран и Шлундт (Finneran, Schlundt, 2010) приходят к выводу, что подавляющий тон частотой 20 кГц оказывает более сильное угнетающее действие на слуховую чувствительность, чем шум с центральной частотой 3 кГц. Исходя из этих данных, авторы сделали обобщение, что чем выше частота подавляющего шума, тем больше значения ВСП. В противоположность этой работе, в экспериментах на бесперой морской свинье (Popovetal., 2011) получен высокий ВСП при центральной частоте подавляющего шума

22.5 кГц и существенно меньший – при частоте шума 90 кГц, т.е. чем выше была частота подавляющего сигнала, тем меньше его эффект. Данные настоящей работы показывают, что, возможно, противоречия между этими работами нет. Наибольшее воздействие на слуховую чувствительность белухи оказывал шум с центральной частотой 22.5 кГц. Более высокочастотные шумы (от 45 до 90 кГц) вызывали меньший эффект, что соответствует полученным нами ранее данным (Popovetal., 2011). В то же время низкочастотный шум (11.2 кГц) оказывал также несколько меньший эффект, что согласуется с данными других авторов (Finneran, Schlundt, 2010). Таким образом, можно предположить, что в некотором диапазоне воспринимаемых частот (около 20 кГц), слуховая система зубатых китообразных наиболее чувствительна к подавляющим звуковым воздействиям. Для подтверждения этой гипотезы необходимо тестирование более низких частот, что будет предметом будущих исследований.

В ходе проведенных нами экспериментов выявилась существенная разница между двумя индивидами по чувствительности к воздействию интенсивного шума. У самки предъявление подавляющего шума вызывало существенно более выраженное понижение слуховой чувствительности, чем у самца, притом что условия проведения опытов на обоих животных были идентичными, и фоновые слуховые пороги во всем исследованном диапазоне были близкими. Пока не представляется возможным ответить на вопрос, отражает ли выявленная нами разница половые различия или индивидуальные особенности животных. Однако сама возможность значительных индивидуальных различий несомненно следует из полученных результатов, что необходимо принимать во внимание при оценке возможных рисков воздействия интенсивных звуков на слух китообразных.



Б

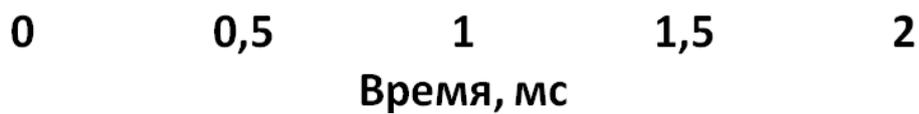


Рис. 1. Форма тестового сигнала – А и его спектр – Б.

Тестовый сигнал с частотой несущей 32 кГц. Представлены только первые две посылки из 16 посылок в серии.

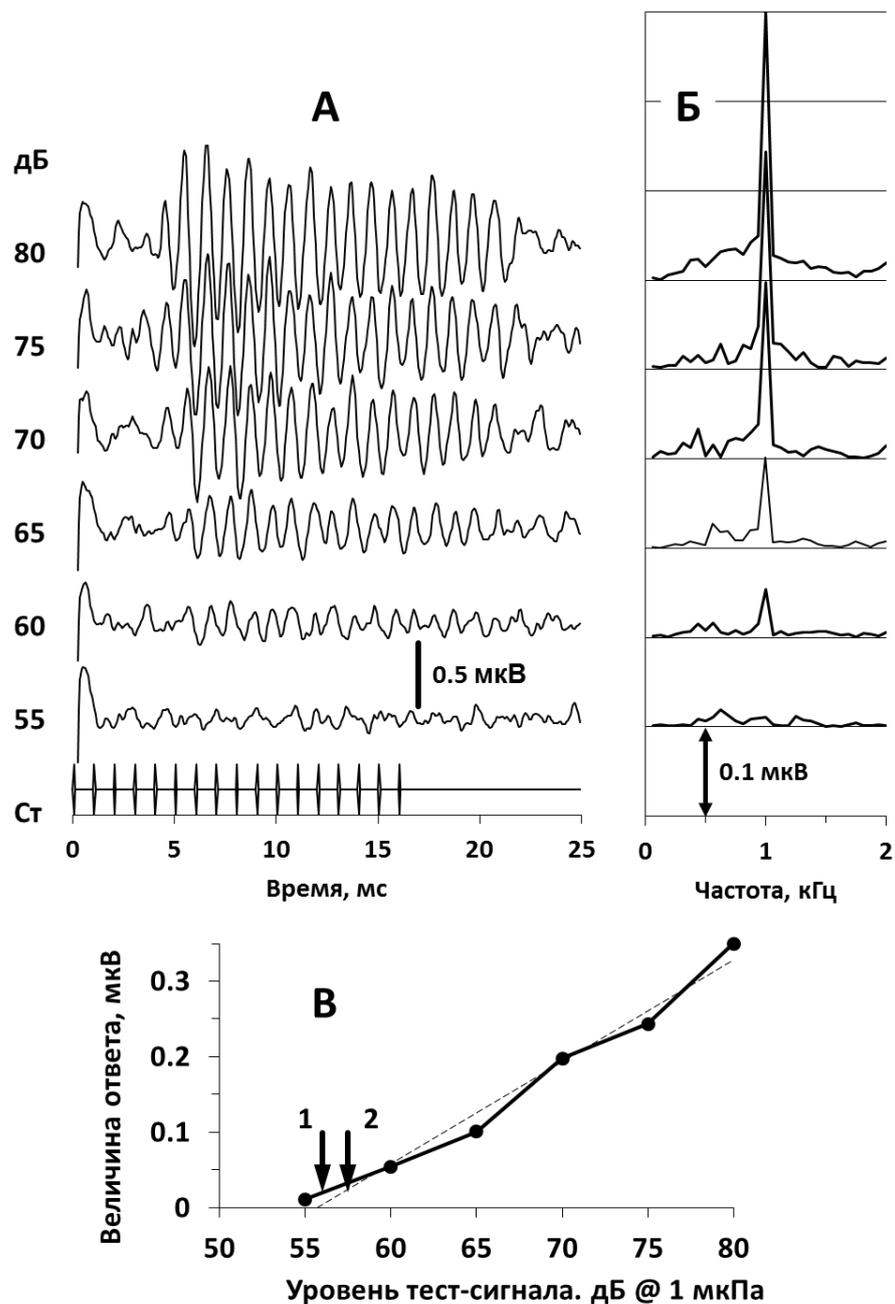


Рис. 2. Пример потенциала следования огибающей (ПСО) – А и соответствующего спектра ответа – Б

Уровень тестового стимула (дБ относительно 1 мкПа) указан рядом с осциллограммами, Ст – огибающая тестового стимула. в – Зависимость амплитуды ПСО от интенсивности тестового стимула; прямая пунктирная линия – аппроксимация зависимости амплитуды от интенсивности линией регрессии. Стрелками обозначен порог,

определяемый по методу линии регрессии (1) и промежуточная точка между уровнем сигнала, вызывающим ответ, и уровнем без ответа – (2). В – зависимость амплитуды ответа от уровня тет-сигнала; 1 и 2 – оценки порогов по разным критериям.

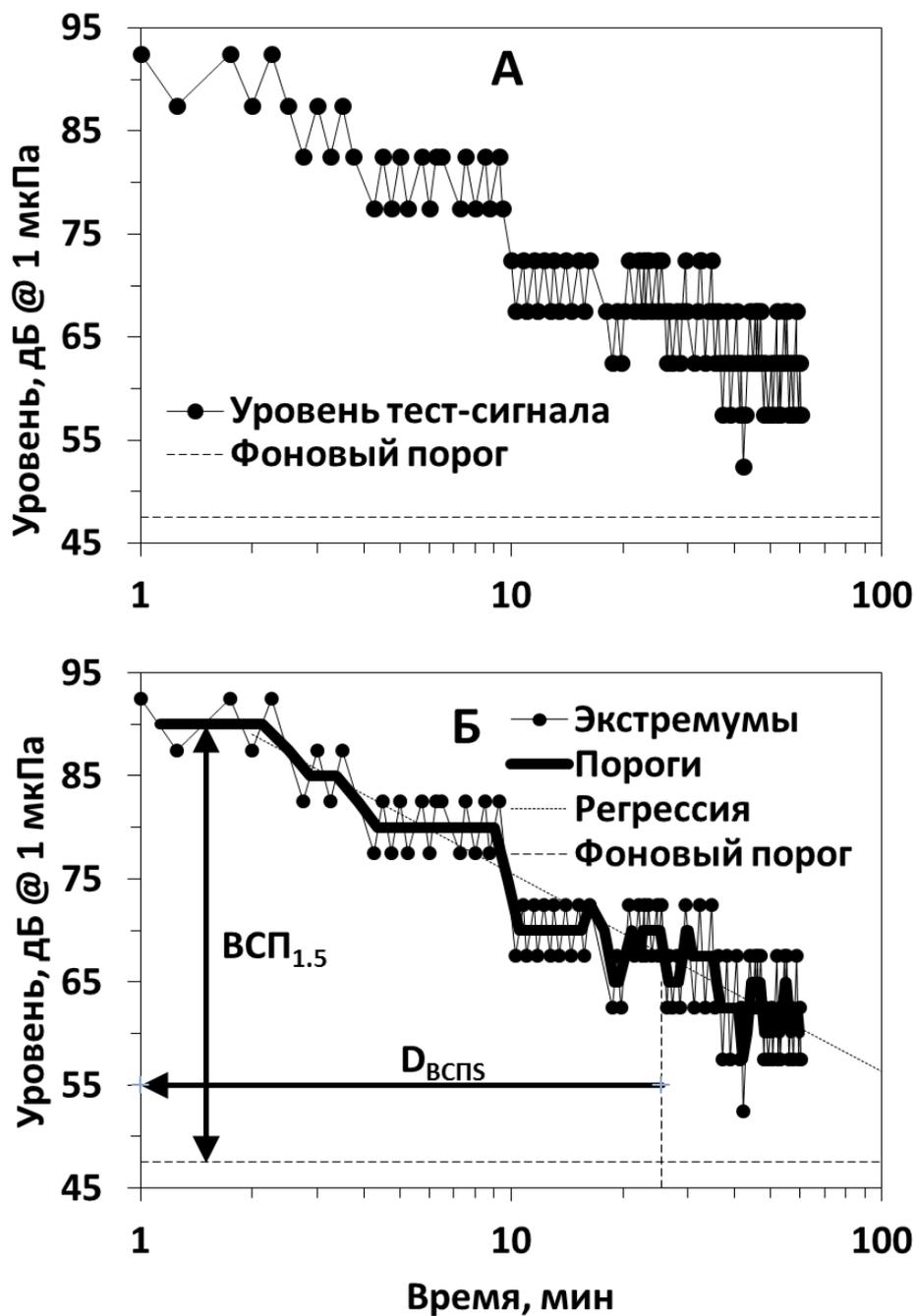


Рис. 3. Пример отслеживания изменения порога после предъявления подавляющего шума (самка – подавляющий шум с центральной частотой 45 кГц, длительностью экспозиции 10 мин).

А – тестовый сигнал частотой 64 кГц; уровень сигнала варьировал в соответствии с методом «лестницы». Экстремумы – точки реверсии, Пороги – средняя точка между соседними экстремумами, Фоновый порог – порог, определенный перед началом предъявления подавляющего шума. Б – примеры восстановления порогов на трех частотах тестового стимула: 32, 45 и 64 кГц (64 кГц те же данные, что на рис. А); стрелками указаны значения $VSP_{1,5}$.

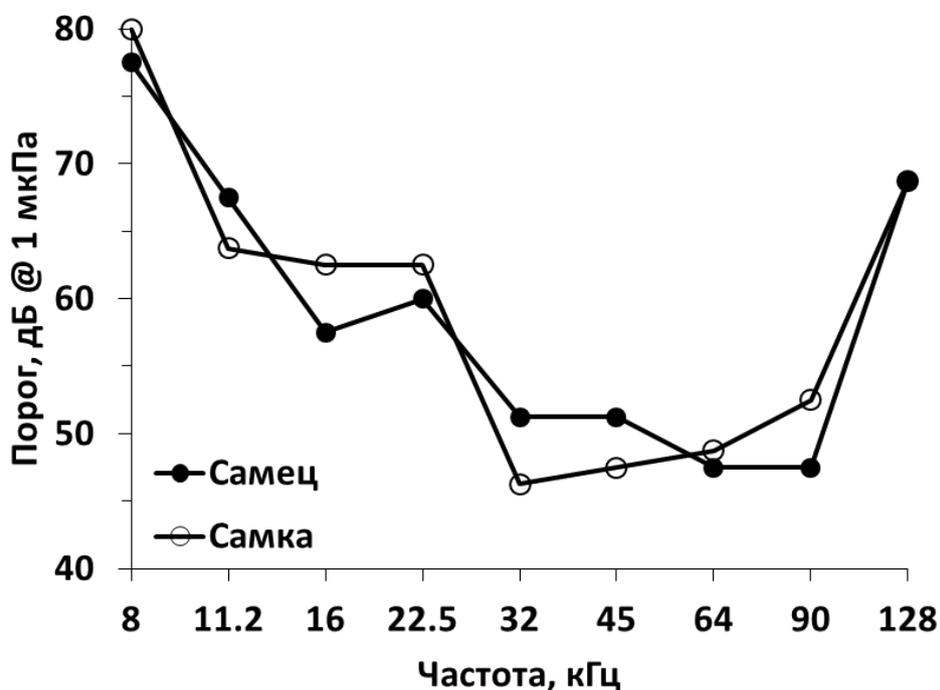


Рис. 4. Фоновые аудиограммы двух экспериментальных животных.

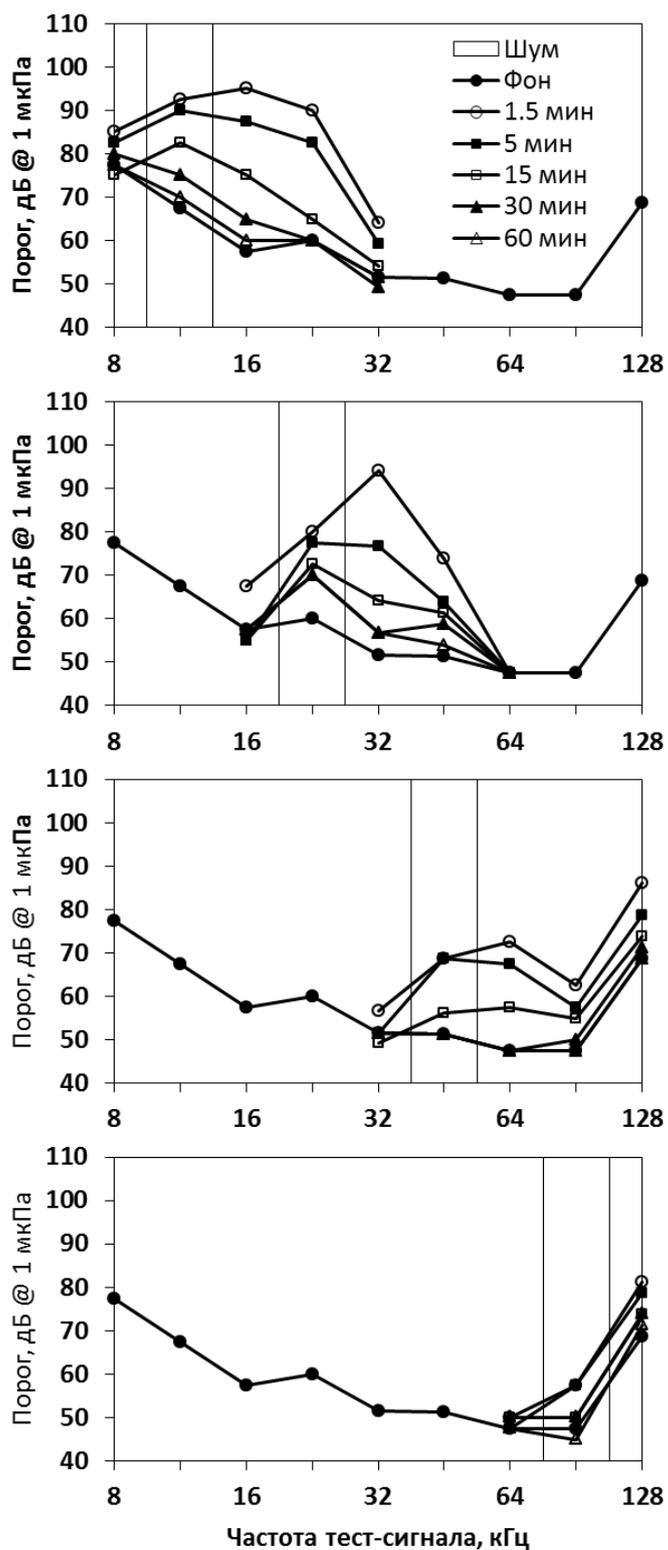


Рис. 5. Фоновые аудиограммы в сравнении с аудиограммами после воздействия в течение 10 мин подавляющего шума интенсивностью 165 дБ.

Данные по самцу. Прямоугольная область – полуоктавная ширина спектра подавляющего шума (центральные частоты 11.2, 22.5, 45 и 90 кГц). Аудиограммы после

экспозиции шума определялись через интервалы времени от 1.5 до 60 мин, как указано в легендах.

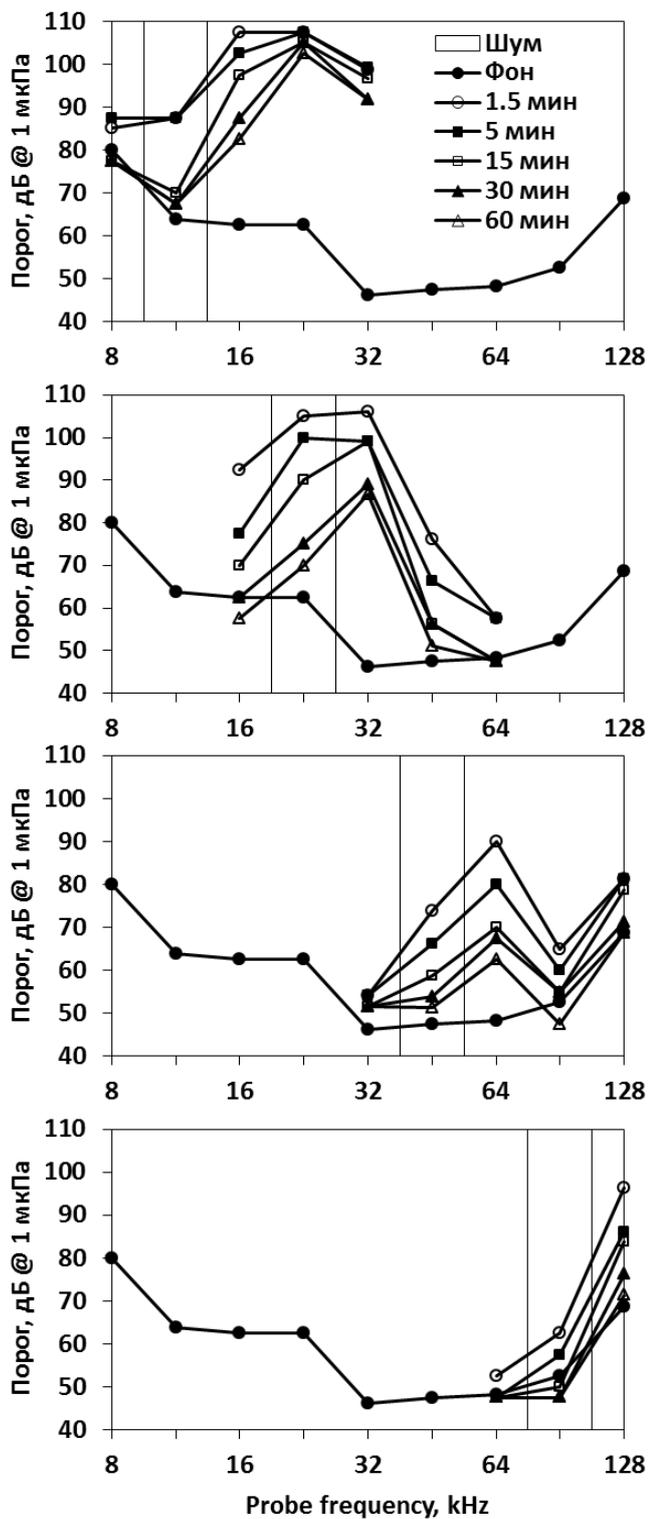


Рис. 6. То же, что рис. 5. Данные по самке.

3. Мощность, развиваемая 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.

Напомним общую формулу для КПД крыла

$$\eta = \frac{\bar{A}_c}{\bar{P}_c}, \quad (1)$$

Здесь полезная мощность имеет вид

$$\bar{A}_c = \bar{F}_{xc} U_0 = \frac{\rho S U_0^3}{2} \left(\frac{2\bar{F}_{xc}}{\rho S U_0^2} \right) \quad (2)$$

Полная мощность определяется выражением

$$\bar{P}_c = -\overline{F_{yc} V_{yc}} - \overline{M_{zc} \omega_z} = \frac{\rho S U_0^3}{2} \left(-\frac{2\overline{F_{yc} V_{yc}}}{\rho S U_0^3} - \frac{2\overline{M_{zc} \omega_z}}{\rho S U_0^3} \right) \quad (3)$$

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

$$M_{zc} = \frac{\rho S b U_c^2}{2} \left[-m_z^\alpha \frac{v_n}{U_c} - m_z^{\dot{\alpha}} \frac{\dot{v}_n b}{U_c^2} + m_z^{\omega_z} \frac{\omega_z b}{U_c} + m_z^{\dot{\omega}_z} \frac{\dot{\omega}_z b^2}{U_c^2} \right] \quad (4)$$

В скобках формулы (4) величины $m_{zc}^\alpha, m_{zc}^{\dot{\alpha}}, m_{zc}^{\omega_z}, m_{zc}^{\dot{\omega}_z}$ - коэффициенты вращательных производных момента (Белоцерковский, 1958; Белоцерковский и др., 1971), также пересчитанные к центру крыла.

В отчете за 2012 год было получено выражение для тяги крыла, которое имеет вид

$$\overline{F_{xc}} = \frac{\rho S}{2} \left\{ \begin{array}{l} C_y^\alpha \overline{v_{nc} V_{yc}} + b \left(C_y^{\dot{\alpha}} - \frac{2\lambda_{22}}{\rho S b} \right) \overline{\dot{v}_{nc} \sin \theta_c} - b C_y^{\omega_z} \overline{\omega_z V_{yc}} - C_y^{\dot{\omega}_z} b^2 \overline{\dot{\omega}_z \sin \theta_c} - \\ - \frac{\pi}{2} \overline{v_{nc}^2 \cos \vartheta} - \overline{C U_c^2 \cos \vartheta} \end{array} \right\} \quad (5)$$

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).

$C_{yc}^\alpha, C_{yc}^{\dot{\alpha}}, C_{yc}^{\omega_z}, C_{yc}^{\dot{\omega}_z}$ - аэродинамические производные (Белоцерковский, Скрипач, Табачников, 1971). Выпишем выражения для других величин

$$v_{nc} = V_{y1} \cos \vartheta - U_0 \sin \vartheta + \omega_z x = U_c \sin \alpha_c, \quad (6)$$

$$\theta_c = \alpha_c + \vartheta = \arctg(V_{yc}/V_{xc}), \quad (7)$$

$$U_c^2 = V_{yc}^2 + V_{xc}^2, \quad (8)$$

где α_c — угол атаки, пересчитанный к центру крыла.

Входящие в формулы величины $\sin \vartheta$ и $\cos \vartheta$ с учетом условия малости угла атаки могут быть записаны в виде:

$$\sin \vartheta \approx \sin \theta_1 - \alpha_1 \cos \theta_1, \quad (9)$$

$$\cos \vartheta \approx \cos \theta_1 + \alpha_1 \sin \theta_1. \quad (10)$$

Здесь

$$\cos \theta_1 = \frac{U_0}{U_1}, \quad (11)$$

$$\sin \theta_1 = \frac{\dot{y}}{U_1}, \quad (12)$$

$$U_1 = \sqrt{U_0^2 + (\dot{y})^2}. \quad (13)$$

Теперь получим выражение для вертикальной силы, действующей на колеблющееся крыло. Проекция гидродинамических сил на ось OY , будет иметь вид (кинематические параметры определены в центре крыла):

$$F_y = X \sin \vartheta + Y \cos \vartheta - \frac{\rho S U^2}{2} C \sin \vartheta. \quad (14)$$

Это выражение с учетом соотношения (1.2.5) может быть записано в виде

$$F_y = \lambda_{22} v_n \omega_z \sin \vartheta - \frac{\lambda_{22} v_n \dot{v}_n \sin \vartheta}{U \cos \alpha} + \frac{\rho v_n S U \sin \vartheta}{2 \cos \alpha} \left(C_y^\alpha \frac{v_n}{U} + C_y^{\dot{\alpha}} \frac{\dot{v}_n b}{U^2} - C_y^{\omega_z} \frac{\omega_z b}{U} - \frac{C_y^{\dot{\omega}_z} \dot{\omega}_z b^2}{U^2} \right) - \frac{\rho U^2 S \cos \vartheta}{2} \left(C_y^\alpha \frac{v_n}{U} + C_y^{\dot{\alpha}} \frac{\dot{v}_n b}{U^2} - C_y^{\omega_z} \frac{\omega_z b}{U} - C_y^{\dot{\omega}_z} \frac{\dot{\omega}_z b^2}{U^2} \right) - X_i \sin \vartheta - \frac{\rho S U^2}{2} C \sin \vartheta \quad (15)$$

В правой части формулы (1.3.6) прибавим и вычтем выражение $\lambda_{22} \dot{v}_n \cos \vartheta$. В результате получим после некоторых преобразований

$$F_y = -\lambda_{22} \frac{d(v_n \cos \vartheta)}{dt} + \left(\cos \vartheta - \frac{v_n \sin \vartheta}{U \cos \alpha} \right) \left[\frac{2\lambda_{22} \dot{v}_n}{\rho S U^2} - \left(C_y^\alpha \frac{v_n}{U} + C_y^{\dot{\alpha}} \frac{\dot{v}_n b}{U^2} - C_y^{\omega_z} \frac{\omega_z b}{U} - \frac{C_y^{\dot{\omega}_z} \dot{\omega}_z b^2}{U^2} \right) \right] \frac{\rho S U^2}{2} - X_i \sin \vartheta - \frac{\rho S U^2}{2} C \sin \vartheta \quad (16)$$

Учитывая, что $\frac{v_n}{U} = \sin \alpha$, проведем промежуточные преобразования

$\cos \vartheta - \frac{v_n \sin \vartheta}{U \cos \alpha} = \frac{\cos \theta}{\cos \alpha}$ Тогда получим окончательно

$$F_y = -\lambda_{22} \frac{d(v_n \cos \vartheta)}{dt} + \frac{\cos \theta}{\cos \alpha} \frac{\rho S}{2} \left[-C_y^\alpha v_n U - b \left(C_y^{\dot{\alpha}} - \frac{2\lambda_{22}}{\rho S b} \right) \dot{v}_n + C_y^{\omega_z} \omega_z b U + C_y^{\dot{\omega}_z} \dot{\omega}_z b^2 \right] - X_i \sin \vartheta - \frac{\rho S U^2}{2} C \sin \vartheta \quad (17)$$

В этой формуле все кинематические параметры и производные берутся в центре крыла. Если кинематические параметры определены в произвольной точке крыла, а

коэффициенты аэродинамических производных в центре давления крыла (Белоцерковский, 1958) выражение (1.3.8) примет вид

$$F_{yc} = -\lambda_{22} \frac{d(v_{nc} \cos \vartheta)}{dt} + \frac{\rho S}{2 \cos \alpha_c} \left[-C_{yc}^\alpha v_{nc} U_c \cos \theta_c - \left(C_{yc}^{\dot{\alpha}} - \frac{2\lambda_{22}}{\rho S b} \right) b \dot{v}_{nc} \cos \theta_c + \right. \\ \left. + C_{yc}^{\omega_z} \omega_z b U_c \cos \theta_c + C_{yc}^{\dot{\omega}_z} \dot{\omega}_z b^2 \cos \theta_c \right] - \\ - X_{ic} \sin \vartheta - \frac{\rho S U_c^2}{2} C \sin \vartheta \quad (18)$$

Индекс «с» обозначает, что все параметры пересчитаны к центру крыла. Учитывая, что $U_c \cos \theta_c = V_{xc}$ и $\cos \alpha \cong 1$, получим

$$F_{yc} = -\lambda_{22} \frac{d(v_{nc} \cos \vartheta)}{dt} + \frac{\rho S}{2} \left[-C_{yc}^\alpha v_{nc} V_{xc} - \left(C_{yc}^{\dot{\alpha}} - \frac{2\lambda_{22}}{\rho S b} \right) b \dot{v}_{nc} \cos \theta_c + \right. \\ \left. + C_{yc}^{\omega_z} \omega_z b V_{xc} + C_{yc}^{\dot{\omega}_z} \dot{\omega}_z b^2 \cos \theta_c \right] - \\ - X_{ic} \sin \vartheta - \frac{\rho S U_c^2}{2} C \sin \vartheta \quad (19)$$

Величины, входящие в правую часть выражения для полной мощности, развиваемой крылом, определяются формулами (1.2.7), (1.3.4.) и (1.3.5). С учетом того, что $V_{yc} \cos \theta_c = V_{xc} \sin \theta_c$, первый член в правой части формулы (1.3.3) можно представить в виде

$$-\frac{2F_{yc} V_{yc}}{\rho S U_0^3} = \left\{ + \left[\begin{aligned} & \frac{2}{\rho S U_0^3} \lambda_{22} V_{yc} \frac{d(v_{nc} \cos \vartheta)}{dt} + \\ & C_y^\alpha v_{nc} V_{yc} V_{xc} \frac{1}{U_0^3 \cos \alpha_c} + b \left(C_y^{\dot{\alpha}} - \frac{2\lambda_{22}}{\rho S b} \right) \dot{v}_{nc} V_{xc} \frac{\sin \theta_c}{U_0^3 \cos \alpha_c} - \\ & - C_y^{\omega_z} \omega_z V_{yc} V_{xc} b \frac{1}{U_0^3 \cos \alpha_c} - C_y^{\dot{\omega}_z} \dot{\omega}_z V_{xc} b^2 \frac{\sin \theta_c}{U_0^3 \cos \alpha_c} \\ & + \frac{\pi}{2U_0^3} v_{nc}^2 V_{yc} \sin \vartheta + \frac{U_c^2}{U_0^3} C V_{yc} \sin \vartheta \end{aligned} \right] + \right\} \quad (20)$$

С учетом малости угла атаки считаем, что $\cos \alpha_c = 1$.

Второй член в формуле (1.3.3) можно записать в виде

$$-\frac{2M_{zc} \omega_z}{\rho S U_0^3} = \left[\frac{m_z^\alpha b v_{nc} U_c \omega_z}{U_0^3} + m_{zc}^{\dot{\alpha}} \frac{b^2 \dot{v}_{nc} \omega_z}{U_0^3} - m_{zc}^{\omega_z} \frac{b^2 U_c \omega_z^2}{U_0^3} - m_z^{\dot{\omega}_z} \frac{b^3 \omega_z \dot{\omega}_z}{U_0^3} \right] \quad (21)$$

Получим расчетные формулы для кинематического режима, когда линейные и угловые колебания определяются законом $y = y_0 \sin \omega t$ и $\vartheta = \vartheta_0 \sin(\omega t + \varphi)$ при произвольном значении фазового сдвига между линейными и угловыми колебаниями.

Для этого представим выражение (1.3.3) в форме коэффициентов мощности:

$$-\frac{2F_{yc} V_{yc}}{\rho S U_0^3} - \frac{2M_{zc} \omega_z}{\rho S U_0^3} = C_{P1} + C_{P2} + C_{P3} + C_{P4} + C_{P5} + C_{P6} + C_{P7} + C_{P8} + C_{P9} + C_{P10} + C_{P11}, \quad (22)$$

В формуле (1.8.3) коэффициенты мощности имеют вид.

$$C_{P1} = \frac{2\lambda_{22}}{\rho S b} \left\{ \begin{aligned} & -\frac{(Sh_0) \mathcal{G}_0}{2\lambda_p} \cos \varphi (1 - 0.5\mathcal{G}_0^2) - \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 X}{2} (1 - 0.625\mathcal{G}_0^2 + 0.104\mathcal{G}_0^4) - \\ & -\frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2}{4\lambda_p^2} \sin \varphi \cos \varphi (1 - 0.3333\mathcal{G}_0^2) + \\ & -\frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^3 X}{8\lambda_p} \sin \varphi (3 - 1.25\mathcal{G}_0^2 + 0.3333\mathcal{G}_0^2 \sin^2 2\varphi) + \\ & +\frac{0.3333(Sh_0) \mathcal{G}_0^4}{4\lambda_p^2} \sin \varphi \cos \varphi + \frac{(Sh_0)^3 \mathcal{G}_0^6 X^2}{8} \sin \varphi \cos^5 \varphi \end{aligned} \right\}, \quad (23)$$

Здесь и в дальнейшем мы будем представлять коэффициенты мощности также для случая, когда $\varphi = \frac{\pi}{2}$. Это целесообразно сделать, так как в большинстве исследований как отечественных, так и зарубежных чаще всего рассматриваются случаи, когда фазовый сдвиг составляет 90 градусов. Тогда имеем

$$C_{P1} = \frac{2\lambda_{22}}{\rho S b} \left\{ \begin{aligned} & -\frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 X}{2} (1 - 0.625\mathcal{G}_0^2 + 0.104\mathcal{G}_0^4) - \\ & -\frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^3 X}{8\lambda_p} (3 - 1.25\mathcal{G}_0^2) + \end{aligned} \right\} \quad (24)$$

$$C_{P2} = C_{yc}^{\alpha} \left\{ \begin{aligned} & \frac{1}{2\lambda_p^2} [1 - 0.125\mathcal{G}_0^2 (1 + 2\sin^2 \varphi)] - \frac{\mathcal{G}_0}{2\lambda_p} \sin \varphi (1 - 0.125\mathcal{G}_0^2) + \frac{(Sh_0) \mathcal{G}_0 X}{\lambda_p} \cos \varphi + \\ & + \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 X^2}{2} \left[1 + 0.125\mathcal{G}_0^2 - 0.104\mathcal{G}_0^4 \begin{pmatrix} \cos^6 \varphi + 4\sin \varphi \cos^5 \varphi + \\ + 11\sin^2 \varphi \cos^4 \varphi + \\ + 20\sin^3 \varphi \cos^3 \varphi + \\ + 3\sin^4 \varphi \cos^2 \varphi + \sin^6 \varphi \end{pmatrix} \right] - \\ & -\frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^3 X^2}{4\lambda_p} \sin \varphi (1 - 0.3333\mathcal{G}_0^2) + \frac{(Sh_0)^3 \mathcal{G}_0^6 X^3}{8} \sin \varphi \cos^5 \varphi \end{aligned} \right\}, \quad (25)$$

При $\varphi = \frac{\pi}{2}$

$$C_{P2} = C_{yc}^{\alpha} \left\{ \begin{aligned} & \left[\frac{1}{2\lambda_p^2} (1 - 0.375g_0^2) - \frac{g_0}{2\lambda_p} (1 - 0.125g_0^2) + \right. \\ & \left. + \frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X^2}{2} (1 + 0.125g_0^2 - 0.104g_0^4) - \right. \\ & \left. - \frac{(Sh_0)^2 g_0^3 X^2}{4\lambda_p} (1 - 0.3333g_0^2) \right] \end{aligned} \right\} \quad (26)$$

$$C_{P3} = \left(C_{yc}^{\dot{\alpha}} - \frac{2\lambda_{22}}{\rho S b} \right) \left\{ \begin{aligned} & \left[-\frac{(Sh_0) g_0}{2\lambda_p} \cos \varphi (1 - 0.25g_0^2) - \frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X}{2} (1 - 1.125g_0^2 + 0.625g_0^4) - \right. \\ & \left. - \frac{(Sh_0)^2 g_0^3 X}{8\lambda_p} \sin \varphi (1 - 0.917g_0^2) + \frac{(Sh_0) g_0^4}{2} \sin^3 \varphi \cos \varphi \right] \end{aligned} \right\}, \quad (27)$$

При $\pi = \frac{\varphi}{2}$

$$C_{P3} = \left(C_{yc}^{\dot{\alpha}} - \frac{2\lambda_{22}}{\rho S b} \right) \left\{ \begin{aligned} & \left[-\frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X}{2} (1 - 1.125g_0^2 + 0.625g_0^4) - \right. \\ & \left. - \frac{(Sh_0)^2 g_0^3 X}{8\lambda_p} (1 - 0.917g_0^2) \right] \end{aligned} \right\} \quad (28)$$

$$C_{P4} = -C_{yc}^{\omega_z} \left\{ \begin{aligned} & \left[\frac{(Sh_0) g_0}{2\lambda_p} \cos \varphi + \frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X}{2} (1 - 0.125g_0^2) - \right. \\ & \left. - \frac{(Sh_0)^2 g_0^3 X}{4\lambda_p} \sin \varphi \cos^2 \varphi (1 - 0.0833g_0^2) + \right. \\ & \left. + \frac{(Sh_0) g_0^3 X}{8\lambda_p} \cos 2\varphi (1 - 0.0833g_0^2) + \frac{(Sh_0)^3 g_0^6 X^2}{8} \sin^3 \varphi \cos^3 \varphi \right] \end{aligned} \right\}, \quad (29)$$

При $\varphi = \frac{\pi}{2}$

$$C_{P4} = -C_{yc}^{\omega_z} \left\{ \frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X}{2} (1 - 0.125g_0^2) - \frac{(Sh_0) g_0^3 X}{8\lambda_p} (1 - 0.0833g_0^2) \right\} \quad (30)$$

$$C_{P5} = C_{yc}^{\dot{\omega}_z} \left[\frac{(Sh_0)^2 g_0^2}{2} (1 - 0.125g_0^2) \right], \quad (31)$$

При $\varphi = \frac{\pi}{2}$ этот коэффициент остается неизменным

$$C_{P6} = \frac{\pi}{2} \left\{ \begin{aligned} & \frac{3g_0}{8\lambda_p^3} [1 - 0.9722g_0^2(1 - 0.4\cos^2 \varphi)] - \frac{g_0^2}{4\lambda_p^2} [1 + 2\sin^2 \varphi - 0.417g_0^2(1 + 4\sin^2 \varphi)] + \\ & + \frac{3g_0^3}{8\lambda_p} \sin \varphi (1 - 0.417g_0^2) + \frac{3(Sh_0)g_0^2 X}{8\lambda_p^2} \sin 2\varphi [1 - 0.2778\cos 2\varphi - 0.2222g_0^2] + \\ & + \frac{(Sh_0)g_0^3 X}{2\lambda_p} \sin^2 \varphi \cos \varphi - \frac{(Sh_0)g_0^3 X}{4\lambda_p} \cos \varphi [1 + 3\sin^2 \varphi - 0.6667g_0^2(1 + 2\sin^4 \varphi)] + \\ & + \frac{(Sh_0)^2 g_0^3 X^2}{4\lambda_p} \sin \varphi [1 - 0.5834g_0^2(\cos^2 2\varphi - 2\sin^2 \varphi \cos^2 \varphi)] - \\ & - \frac{(Sh_0)^2 g_0^4 X^2}{4} + 0.375(Sh_0)^3 g_0^4 X^3 \sin^3 \varphi \cos^3 \varphi \end{aligned} \right\}, \quad (32)$$

При $\varphi = \frac{\pi}{2}$

$$C_{P6} = \frac{\pi}{2} \left\{ \begin{aligned} & \frac{3g_0}{8\lambda_p^3} (1 - 0.9722g_0^2) - \frac{g_0^2}{4\lambda_p^2} (3 - 2.085g_0^2) + \frac{3g_0^3}{8\lambda_p} (1 - 0.417g_0^2) + \\ & + \frac{(Sh_0)^2 g_0^3 X^2}{4\lambda_p} (1 - 0.5834g_0^2) - \frac{(Sh_0)^2 g_0^4 X^2}{4} \end{aligned} \right\} \quad (33)$$

$$C_{P7} = C \left\{ \begin{aligned} & \frac{\mathcal{G}_0 (2\lambda_p^2 + 1)}{4\lambda_p^3} \sin \varphi \left[1 + \frac{0.5}{(2\lambda_p^2 + 1)} - 0.125\mathcal{G}_0^2 \left(1 + \frac{0.6667}{(2\lambda_p^2 + 1)} \sin^2 \varphi \right) \right] + \\ & + \frac{(Sh_0) \mathcal{G}_0^2 X}{8\lambda_p^2} \sin 2\varphi (1 - 0.0833\mathcal{G}_0^2) \end{aligned} \right\}, (34)$$

При $\varphi = \frac{\pi}{2}$

$$C_{P7} = C \left\{ \frac{\mathcal{G}_0 (2\lambda_p^2 + 1)}{4\lambda_p^3} \left[1 + \frac{0.5}{(2\lambda_p^2 + 1)} - 0.125\mathcal{G}_0^2 \left(1 + \frac{0.6667}{(2\lambda_p^2 + 1)} \right) \right] \right\}, (35)$$

$$C_{P8} = m_{zc}^\alpha \left\{ \begin{aligned} & \frac{(Sh_0) \mathcal{G}_0 \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}}{2\sqrt{2}\lambda_p^2} \cos \varphi \left[1 + \frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} - 0.125\mathcal{G}_0^2 \left(1 + \left(2 + \frac{1}{(2\lambda_p^2 + 1)} \right) \sin^2 \varphi \right) \right] + \\ & + \frac{(Sh_0) \mathcal{G}_0^3 \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}}{8\sqrt{2}\lambda_p^2} \sin^2 \varphi \cos \varphi - \frac{(Sh_0) \mathcal{G}_0^2}{4\sqrt{2}\lambda_p \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \sin \varphi \cos \varphi + \\ & + \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 X \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}}{2\sqrt{2}\lambda_p} \left(1 + \frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} \cos 2\varphi \right) \end{aligned} \right\}, (36)$$

При $\varphi = \frac{\pi}{2}$

$$C_{P8} = m_{zc}^\alpha \left\{ \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 X \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}}{2\sqrt{2}\lambda_p} \left(1 - \frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} \right) \right\} (37)$$

$$C_{P9} = m_{zc}^{\dot{\alpha}} \left[\begin{array}{l} \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0}{2\lambda_p} \sin \varphi (1 - 0.125 \mathcal{G}_0^2) - \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^3}{8\lambda_p} \sin \varphi - \\ - \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2}{2} (1 - 0.125 \mathcal{G}_0^2) \end{array} \right] \quad (38)$$

При $\varphi = \frac{\pi}{2}$

$$C_{P9} = m_{zc}^{\dot{\alpha}} \left[\begin{array}{l} \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0}{2\lambda_p} (1 - 0.125 \mathcal{G}_0^2) - \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^3}{8\lambda_p} - \\ - \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2}{2} (1 - 0.125 \mathcal{G}_0^2) \end{array} \right] \quad (39)$$

$$C_{P10} = -m_{zc}^{\omega_z} \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}}{2\sqrt{2}\lambda_p} \left[1 + \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} \cos 2\varphi \right] \quad (40)$$

При $\varphi = \frac{\pi}{2}$

$$C_{P10} = -m_{zc}^{\omega_z} \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}}{2\sqrt{2}\lambda_p} \left[1 - \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} \right] \quad (41)$$

$$C_{P11} = 0 \quad (42)$$

Преобразуем полученные формулы для случаев чисто линейных и угловых колебаний.

Для линейных колебаний ($\mathcal{G}_0 = 0$):

$$C_{P1} = C_{P3} = C_{P4} = C_{P5} = C_{P6} = C_{P7} = C_{P8} = C_{P9} = C_{P10} = C_{P11} = 0, \quad (43)$$

$$C_{P2} = C_y^{\alpha} \frac{0.5}{\lambda_p^2} \quad (44)$$

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

$$C_{P1} = \frac{2\lambda_{22}}{\rho S b} \left\{ \begin{array}{l} -\frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X}{2} (1 - 0.625g_0^2 + 0.104g_0^4) - \\ -\frac{(Sh_0)^3 g_0^6 X^2}{8} \sin \varphi \cos^5 \varphi \end{array} \right\}, \quad (45)$$

В случае, когда $\varphi = \frac{\pi}{2}$, имеем

$$C_{P1} = \frac{2\lambda_{22}}{\rho S b} \left\{ -\frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X}{2} (1 - 0.625g_0^2 + 0.104g_0^4) \right\} \quad (46)$$

$$C_{P2} = C_{yc}^{\alpha} \left\{ \begin{array}{l} +\frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X^2}{2} \left[1 + 0.125g_0^2 - 0.104g_0^4 \left(\begin{array}{l} \cos^6 \varphi + 4 \sin \varphi \cos^5 \varphi + \\ + 11 \sin^2 \varphi \cos^4 \varphi + 20 \sin^3 \varphi \cos^3 \varphi + \\ + 3 \sin^4 \varphi \cos^2 \varphi + \sin^6 \varphi \end{array} \right) \right] + \\ +\frac{(Sh_0)^3 g_0^6 X^3}{8} \sin \varphi \cos^5 \varphi \end{array} \right\}, \quad (47)$$

При $\varphi = \frac{\pi}{2}$

$$C_{P2} = C_{yc}^{\alpha} \left\{ \frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X^2}{2} (1 + 0.125g_0^2 - 0.104g_0^4) \right\} \quad (48)$$

$$C_{P3} = \left(C_{yc}^{\dot{\alpha}} - \frac{2\lambda_{22}}{\rho S b} \right) \left\{ \begin{array}{l} -\frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X}{2} (1 - 1.125g_0^2 + 0.625g_0^4) + \\ + \frac{(Sh_0) g_0^4}{2} \sin^3 \varphi \cos \varphi \end{array} \right\}, \quad (49)$$

При $\varphi = \frac{\pi}{2}$

$$C_{P3} = \left(C_{yc}^{\dot{\alpha}} - \frac{2\lambda_{22}}{\rho S b} \right) \left\{ -\frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X}{2} (1 - 1.125g_0^2 + 0.625g_0^4) \right\}, \quad (50)$$

$$C_{P4} = -C_{yc}^{\omega_z} \left\{ \begin{array}{l} \frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X}{2} (1 - 0.125g_0^2) + \\ + \frac{(Sh_0)^3 g_0^6 X^2}{8} \sin^3 \varphi \cos^3 \varphi \end{array} \right\}, \quad (51)$$

При $\varphi = \frac{\pi}{2}$

$$C_{P4} = -C_{yc}^{\omega_z} \left\{ \frac{(Sh_0)^2 g_0^2 X}{2} (1 - 0.125g_0^2) \right\} \quad (1.8.33)$$

$$C_{P5} = C_{yc}^{\dot{\omega}_z} \left[\frac{(Sh_0)^2 g_0^2}{2} (1 - 0.125g_0^2) \right], \quad (52)$$

При $\varphi = \frac{\pi}{2}$ этот коэффициент остается неизменным

$$C_{P6} = \frac{\pi}{2} \left\{ -\frac{(Sh_0)^2 g_0^4 X^2}{4} + 0.375(Sh_0)^3 g_0^4 X^3 \sin^3 \varphi \cos^3 \varphi \right\}, \quad (53)$$

При $\varphi = \frac{\pi}{2}$

$$C_{P6} = \frac{\pi}{2} \left\{ -\frac{(Sh_0)^2 g_0^4 X^2}{4} \right\} \quad (54)$$

$$C_{P7} = C \left\{ \frac{g_0(2\lambda_p^2 + 1)}{4\lambda_p^3} \sin \varphi \left[1 + \frac{0.5}{(2\lambda_p^2 + 1)} - 0.125g_0^2 \left(1 + \frac{0.6667}{(2\lambda_p^2 + 1)} \sin^2 \varphi \right) \right] + \frac{(Sh_0)g_0^2 X}{8\lambda_p^2} \sin 2\varphi (1 - 0.0833g_0^2) \right\}, \quad (55)$$

При $\varphi = \frac{\pi}{2}$

$$C_{P7} = C \left\{ \frac{g_0(2\lambda_p^2 + 1)}{4\lambda_p^3} \left[1 + \frac{0.5}{(2\lambda_p^2 + 1)} - 0.125g_0^2 \left(1 + \frac{0.6667}{(2\lambda_p^2 + 1)} \right) \right] \right\}, \quad (56)$$

$$C_{P8} = m_{zc}^{\alpha} \left\{ \begin{aligned} & \left[\frac{(Sh_0) \mathcal{G}_0 \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}}{2\sqrt{2}\lambda_p^2} \cos \varphi \left[1 + \frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} - 0.125 \mathcal{G}_0^2 \left(1 + \left(2 + \frac{1}{(2\lambda_p^2 + 1)} \right) \sin^2 \varphi \right) \right] \right] + \\ & \frac{(Sh_0) \mathcal{G}_0^3 \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}}{8\sqrt{2}\lambda_p^2} \sin^2 \varphi \cos \varphi - \frac{(Sh_0) \mathcal{G}_0^2}{4\sqrt{2}\lambda_p \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}} \sin \varphi \cos \varphi + \\ & \left. + \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 X \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}}{2\sqrt{2}\lambda_p} \left(1 + \frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} \cos 2\varphi \right) \right\}, \quad (57) \end{aligned} \right.$$

При $\varphi = \frac{\pi}{2}$

$$C_{P8} = m_{zc}^{\alpha} \left\{ \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 X \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}}{2\sqrt{2}\lambda_p} \left(1 - \frac{0.25}{(2\lambda_p^2 + 1)} \right) \right\} \quad (58)$$

$$C_{P9} = m_{zc}^{\dot{\alpha}} \left[\begin{aligned} & \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0}{2\lambda_p} \sin \varphi (1 - 0.125 \mathcal{G}_0^2) - \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^3}{8\lambda_p} \sin \varphi - \\ & \left. - \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2}{2} (1 - 0.125 \mathcal{G}_0^2) \right] \quad (59) \end{aligned} \right.$$

При $\varphi = \frac{\pi}{2}$

$$C_{P9} = m_{zc}^{\dot{\alpha}} \left[\begin{aligned} & \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0}{2\lambda_p} (1 - 0.125 \mathcal{G}_0^2) - \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^3}{8\lambda_p} - \\ & \left. - \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2}{2} (1 - 0.125 \mathcal{G}_0^2) \right] \quad (60) \end{aligned} \right.$$

$$C_{P10} = -m_{zc}^{\alpha} \frac{(Sh_0)^2 \mathcal{G}_0^2 \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}}{2\sqrt{2}\lambda_p} \left[1 + \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} \cos 2\varphi \right] \quad (61)$$

При $\varphi = \frac{\pi}{2}$

$$C_{P10} = -m_{zc}^{\omega_z} \frac{(Sh_0)^2 g_0^2 \sqrt{(2\lambda_p^2 + 1)}}{2\sqrt{2}\lambda_p} \left[1 - \frac{0.125}{(2\lambda_p^2 + 1)} \right] \quad (62)$$

$$C_{P11} = 0. \quad (63)$$

Полученные формулы могут быть использованы при проектировании плавниковых движителей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведены экспериментальные работы по исследованию траекторий движения электрочувствительных рыб при их ориентации в слабых электрических полях однородного и дипольного типов. Для регистрации положения рыбы в аквариуме использовалась видеокамера, программа обработки изображений, написанная в среде *Matlab* и компьютер. Показано, что в зависимости от параметров предъявляемого электрического поля возможно наблюдать, как скопление траекторий вблизи его источника, так и избегание поля (в случаях более сильных напряженностей).

Проведенные эксперименты на ките белухе показали высокую эффективность использования неинвазивных методов регистрации вызванных потенциалов слуховой системы зубатых китообразных при исследовании влияния интенсивных звуковых сигналов на слуховую чувствительность этих животных. Этот метод позволяет в достаточно короткие сроки получать большой массив данных по влиянию изменения

различных параметров подавляющих звуковых сигналов на формирование ВСП. При этом появляется возможность проводить измерения в хорошо контролируемых акустических условиях на неподготовленных, недрессированных животных.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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.

Попов В.В. Особенности слуха зубатых китов: II . Временное разрешение // Сенсорные системы. 2003. Т. 17. С. 275–287.

Попов В.В. Особенности слуха зубатых китов: III . Пространственный слух // Сенсорные системы. 2005. Т. 19. С. 135–149.

Попов В.В. Особенности слуха зубатых китов: I . Диапазон воспринимаемых частот и частотная избирательность // Сенсорные системы. 2003 Т. 17. С. 179–197.

Au W.W.L. The Sonar of Dolphins. New York. Springer-Verlag, 1993. 277p.

Au W.W.L., Hastings M.C. Principles of marine bioacoustics. New York. Springer-Verlag, 2008. 679 p.

Finneran J.J., Carder D.A., Schlundt C.E., Dear R. Growth and recovery of temporary threshold shift at 3 kHz in bottlenose dolphins: Experimental data and mathematical models // J.

Acoust. Soc. Am. 2010a. V. 127. P. 3256–3266.

- Finneran J.J., Carder D.A., Schlundt C.E., Ridgway S.H. Temporary threshold shift in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) exposed to mid-frequency tones // *J. Acoust. Soc. Am.* 2005. V. 118: P. 2696–2705.
- Finneran J.J., Schlundt C.E. Frequency-dependent and longitudinal changes in noise-induced hearing loss in a bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) (L) // *J. Acoust. Soc. Am.* 2010. V.128. P. 567–570.
- Finneran J.J., Schlundt C.E., Branstetter B., Dear R. Assessing temporary threshold shift in a bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) using multiplesimultaneous auditory evoked potentials // *J. Acoust. Soc. Am.* 2007. V. 122. P. 1249–1264.
- Finneran J.J., Schlundt C.E., Carder D.A., Clerk J.A., Young J.A., Gaspin J.B., Ridgway S.H. Auditory and behavioral responses of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) and a beluga whale (*Delphinapterus leucas*) to impulsive sounds resembling distant signatures of underwater explosions // *J. Acoust. Soc. Am.* 2000. V. 108. P. 417–431.
- Finneran J.J., Schlundt C.E., Dear R., Carder D.A., Ridgway S.H. Temporary shift in masked hearing thresholds in odontocetes after exposure to single underwater impulses from a seismic watergun // *J. Acoust. Soc. Am.* 2002. V. 111. P. 2929–2940.
- Ketten D.R. Cetacean ears // *Hearing by whales and dolphins* / Eds. W.W.L. Au, A.N. Popper, R.R. Fay. New York: Springer, 2000. P. 43–108.
- Lucke K., Siebert U., Lepper P.A., Blanchet M.-A. Temporary shift in masked hearing thresholds in a harbor porpoise (*Phocoenaphocoena*) after exposure to seismic airgun stimuli // *J. Acoust. Soc. Am.* 2009. V. 125. P. 4060–4070.
- Mooney T.A., Nachtigall P.E., Breese M., Vlachos S., Au W.W.L. Predicting temporary threshold shift in a bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*): The effect of noise level and duration // *J. Acoust. Soc. Am.* 2009. V. 125. P. 1816–1826.

- Moore S.E., Reeves R.R., Southall B.L., Ragen T.J., Suidam R.S., Clark C.W. A new framework for assessing the effects of anthropogenic Sound on marine mammals in rapidly changing arctic // *BioScience*. 2012. V. 62. P. 289–295.
- Nachtigall P.E., Supin A.Ya., Pawloski J., Au W.W.L. Temporary threshold shift after noise exposure in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) measured using evoked auditory potentials // *Marine Mammal Science*. 2004. V. 20. № 4. P. 673–687.
- Nummela S., Thewissen J.G.M., Bajpai S., Hussain S.T., Kumar K. Eocene evolution of whale hearing // *Nature*. 2004. V. 430. P. 776–778.
- Popov V.V., Supin A.Ya., Wang D., Wang K., Dong L., Wang S. Noise-induced temporary threshold shift and recovery in Yangtze finless porpoises *Neophocaena phocaenoides asiaeorientalis* (L) // *J. Acoust. Soc. Am.* 2011. V. 130. № 1. P. 574–584.
- Schlundt C.E., Finneran J.J., Carder D.A., Ridgway S.H. Temporary shift of masked hearing thresholds of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, and white whales, *Delphinapterus leucas*, after exposure to intense tones // *J. Acoust. Soc. Am.* 2000. V. 107. P. 3496–3508.
- Southall B.L., Bowles A.E., Ellison W.T., Finneran J.J., Gentry R.L., Greene C.R., Kastak D., Ketten D.R., Miller J.H., Nachtigall P.E., Richardson W.J., Thomas J.A., Tyack P.L. Marine mammal noise exposure criteria: Initial scientific recommendations // *Aquatic Mammals* 2007. V. 33. P. 411–521.
- Supin A.Ya., Popov V.V. Improved techniques of evoked-potential audiometry in odontocetes // *Aquatic Mammals*. 2007. V. 33. № 1. P. 17–26.
- Supin A.Ya., Popov V.V., Mass A.M. *The Sensory Physiology of Aquatic Mammals*. Boston, Dordrecht, London. Kluwer Academic Publishers, 2001. 332 pp.

Thewissen J.G.M., Nummela S., Bajpai S., Hussain T., Kumar K. Sound transmission in archaic and modern whales: anatomical adaptations for underwater hearing // *Anatomical Record*. 2007. V. 290. P. 716–733.

Zirbel K., Balint P., Parsons E.C.M. Navy sonar, cetaceans and US Supreme Court: A review of cetacean mitigation and litigation in the US // *Marine Pollution Bull.* 2011. V. 63. P. 40–48.