АКУСТИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Том XXX 1984 Вып. 5

УДК:612.858.4:591.488.4

АНАЛИЗ МЕХАНИЗМА ОБОСТРЕНИЯ АМПЛИТУДНО-ЧАСТОТНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК В УЛИТКЕ

Топорков Н. В., Черный А. Г.

Проведен анализ механизма обострения частотно-селективных характеристик в слуховом рецепторе млекопитающих, реализуемого за счет взаимодействия между покровной мембраной и кортиевым органом. Исследована устойчивость механизма к изменению параметров системы.

В предыдущих работах авторов [1, 2] показана принципиальная возможность реализации механизма обострения за счет взаимодействия между кортиевым органом и покровной мембраной. Настоящая статья посвящена анализу физики процесса обострения и вопросам устойчивости механизма к изменениям параметров колебательной системы кортиев орган — покровная мембрана.

В соответствии с развиваемой гипотезой обострение характеристик волосковых клеток связано с сужением области возбуждения по сравнению с огибающей бегущей волны на базилярной мембране за счет изменения поперечных смещений жидкости в слое между ретикулярной пластиной и покровной мембраной. Рассмотрение ведется относительно внутренних волосковых клеток, для которых отклонение стереоцилий полностью определяется движением жидкости в субтекториальном слое.

Анализ механизма обострения начнем с качественного рассмотрения уравнения [2], связывающего поперечные смещения жидкости в слое с колебаниями кортиева органа:

$$EI\frac{\partial^4 q}{\partial x^4}-\frac{C}{b_1^2}\frac{\partial^2 q}{\partial x^2}+(\rho_м bH+\rho b^2)\frac{\partial^2 q}{\partial t^2}+\left(r+\eta\frac{b^3}{h^3}\right)\frac{\partial q}{\partial t}+$$
$$+(k_1+k_2)q=-\frac{b}{2h}\left[EI\frac{\partial^4 q_к}{\partial x^4}-\frac{C}{b_1^2}\frac{\partial^2 q_к}{\partial x^2}+(\rho_м-\rho)bH\frac{\partial^2 q_к}{\partial t^2}+\right.$$
$$\left.+r\frac{\partial q_к}{\partial t}+k_1 q_к\right]+\frac{\alpha}{2}\left(\eta\frac{b^3}{h^3}\frac{\partial q_к}{\partial t}+k_2 q_к+\rho b^2\frac{\partial^2 q_к}{\partial t^2}\right), \qquad (1)$$

где q — среднее по толщине слоя поперечное смещение жидкости относительно ретикулярной пластины, $q_к$ — смещение кортиева органа по нормали к ретикулярной пластине, $I=bH^3/12$ — момент инерции поперечного сечения покровной мембраны, $C=0{,}5b_2H^3/3$ — ее крутильная жесткость, E — модуль Юнга, $\mu\approx E/3$ — модуль сдвига материала мембраны, H — толщина мембраны, $b_2=2b$ — ширина мембраны, b — ширина ретикулярной пластины, $b_1=1{,}75b$ — расстояние от точки закрепления мембраны на вестибулярной губе до середины ретикулярной пластины, $\rho_м$ — плотность материала пластины, ρ — плотность эндолимфы, η — вязкость эндолимфы, h — толщина субтекториального слоя, r — коэффициент внутренних потерь в мембране, k_1 — погонная жесткость связи мембраны с вестибулярной губой, k_2 — погонная жесткость связи мембраны с кортиевым органом, α — доля тангенциальной составляющей смещений ретикулярной пластины относительно нормальной составляющей.

Из анализа приведенного уравнения видно, что сужение пространственной огибающей смещения жидкости в субтекториальном слое (q) по сравнению с огибающей бегущей волны целиком определяется весом членов с пространственными производными в правой части равенства (1). Огибающая решения близка к огибающей правой части, если в левой

части уравнения превалируют члены, не содержащие пространственных производных. В математической форме эти требования в случае гармонического возбуждения улитки имеют вид

$$\left| EI\frac{\partial^4 q_к}{\partial x^4}-\frac{C}{b_1^2}\frac{\partial^2 q_к}{\partial x^2}\right| |q_к|^{-1}\gg\left|(\rho_м-\rho)bH\omega^2-i\omega r-k_1+\right.$$

$$\left.+\alpha\frac{h}{b}\left(k_2+i\omega\eta\frac{b^3}{h^3}-\rho b^2\omega^2\right)\right|,$$

$$\left|EI\frac{\partial^4 q}{\partial x^4}-\frac{C}{b_1^2}\frac{\partial^2 q}{\partial x^2}\right| |q|^{-1}\ll\left|(\rho b^2+\rho_м bH)\omega^2-i\omega r-k_1-k_2-i\omega\eta\frac{b^3}{h^3}\right|. \tag{2}$$

Поскольку покровная мембрана совершает вынужденные колебания, длины волн колебания кортиева органа и решения должны быть близки, что с учетом медленного изменения огибающей по сравнению с длиной волны указывает на близость величин нормированных пространственных производных в левых частях соотношений (2). Следовательно, выполнение неравенств возможно только при выполнении условий

$$|(\rho_м-\rho)bH\omega^2-i\omega r-k_1|\ll\left|k_2-\omega^2(\rho b^2+\rho_м bH)+i\omega\eta\frac{b^3}{h^3}\right| \quad \alpha h/b\ll 1. \tag{3}$$

При выполнении неравенств (2) и (3) решение уравнения (1) принимает вид

$$q=\frac{b}{2h}\frac{EI\dfrac{\partial^4 q_к}{\partial x^4}-\dfrac{C}{b_1^2}\dfrac{\partial^2 q_к}{\partial x^2}}{k_2-\omega^2(\rho b^2+\rho_м bH)+i\omega\eta b^3/h^3} \tag{4}$$

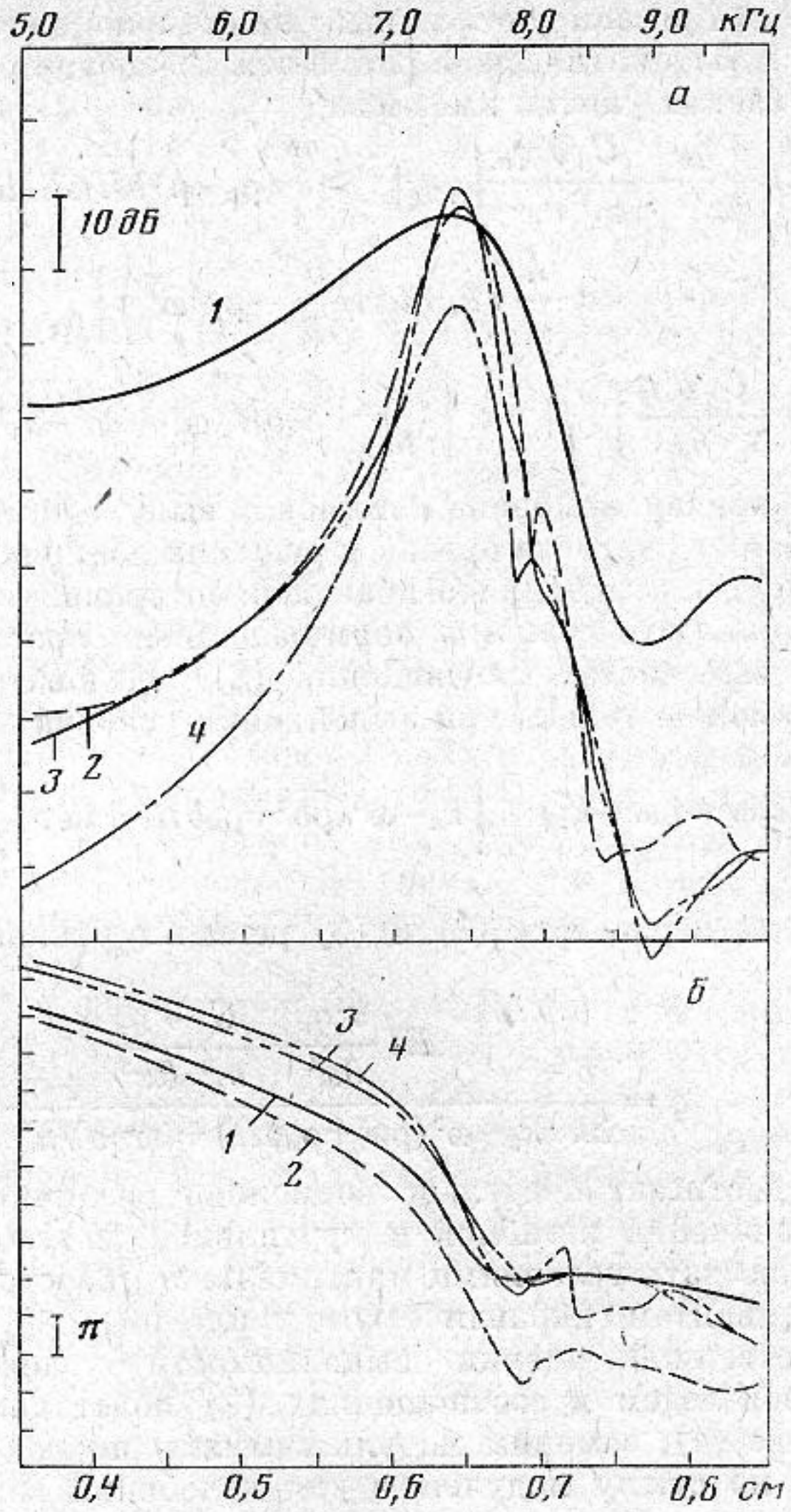
и обострение достигает предельно возможной величины для заданного соотношения значений изгибной и крутильной жесткостей. Условия (2) и (3) будем называть условиями максимального обострения, а отношение $b/2h$ — коэффициентом гидравлического усиления.

Для качественной оценки выполнимости условий максимального обострения произведем в соотношениях (2) подстановку q в соответствии с формулой (4), заменим модуль суммы в правой части первого неравенства (2) на сумму модулей, а для колебаний кортиева органа введем понятие «текущей длины волны» ($\lambda=2\pi/\partial\varphi/\partial x$). Тогда соотношения (2) с учетом неравенств (3) могут быть представлены в виде

$$1\gg\left(\frac{2\pi}{\lambda}\right)^2\frac{EI\left(\dfrac{2\pi}{\lambda}\right)^2-C/b_1^2}{\{[k_2-\omega^2(\rho b^2+\rho_м bH)]^2+(\omega\eta b^3/h^3)^2\}^{1/2}}\gg$$

$$\gg\left\{\alpha\frac{h}{b}+\left[\frac{((\rho_м-\rho)bH\omega^2-k_1)^2+\omega^2 r^2}{[k^2-\omega^2(\rho b^2+\rho_м bH)]^2+(\omega\eta b^3/h^3)^2}\right]^{1/2}\right\}. \tag{5}$$

Из анализа соотношений (5) следует, что степень приближения решения уравнения (1) к виду (4) определяется величиной отношения продольной жесткости покровной мембраны к величине связи между покровной мембраной и кортиевым органом и диапазоном изменения λ в пределах бегущей волны на данной частоте. При большой величине связи определяющим в правой части неравенств (5) является член $\alpha h/b$ и при нарушении неравенства решение, как следует из анализа уравнения (1), стремится к $q=0{,}5q_к$, т. е. приближается к решению для возбуждения волосковых клеток за счет «срезающих» движений кортиева органа, повторяющего огибающую бегущей волны. При малой величине связи возрастает роль второго слагаемого в правой части неравенств (5), что в пределе может привести решение уравнения (1) к виду $q=bq_к/2h$, т. е. к аналогичной потере обострения. В области максимума огибающей бегущей волны (при малых λ) возможно нарушение левого неравенства (5) за счет увеличения веса члена с четвертой пространственной производной.

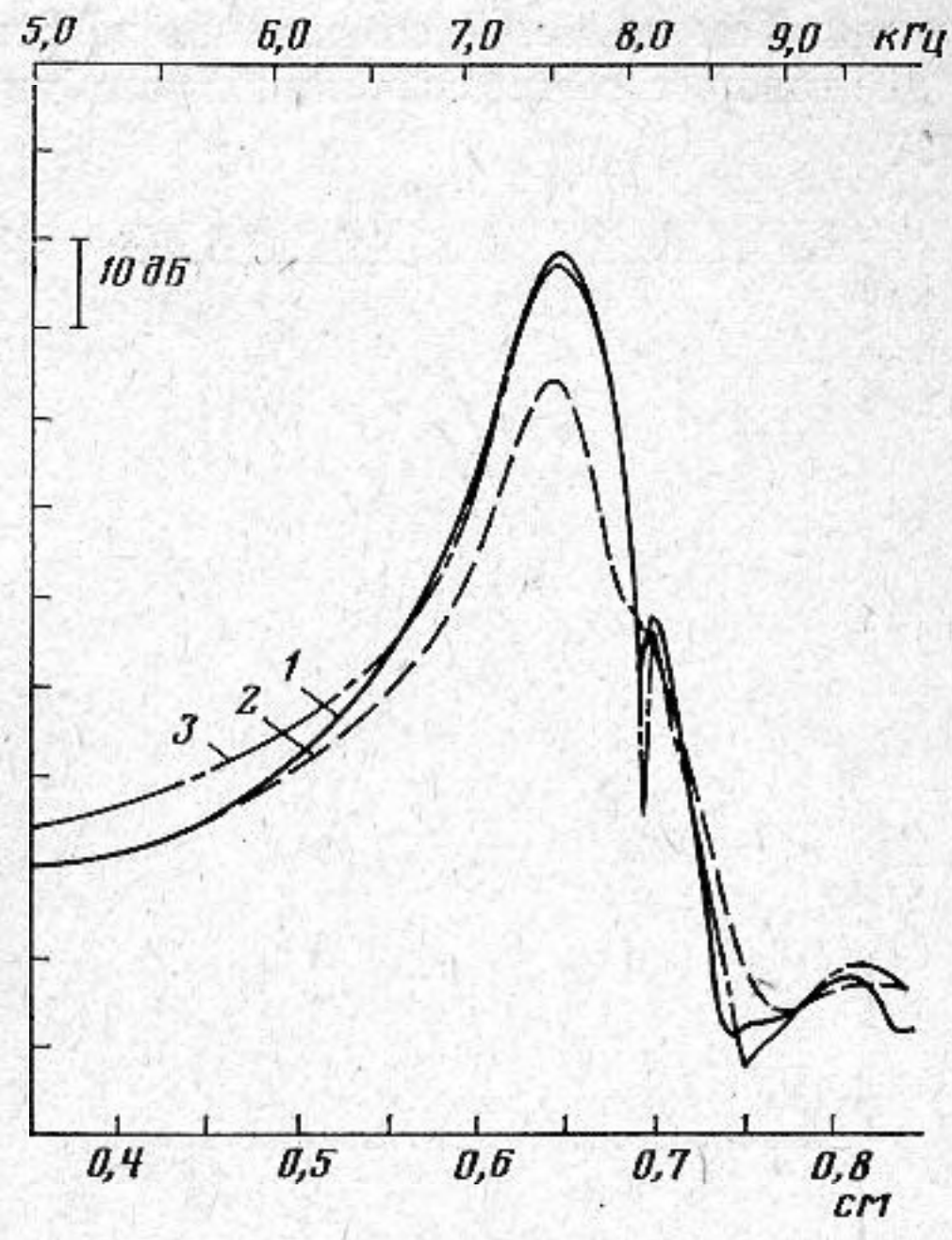


Фиг. 1. Амплитудные (*а*) и фазовые (*б*) пространственные характеристики колебания базилярной мембраны – *1*, поперечных смещений жидкости в слое – *2*, нормированных четвертой и второй пространственных производных колебания базилярной мембраны – *4* и *3* соответственно. На этой и последующих фигурах по оси абсцисс – расстояние вдоль улитки, см; на верхней оси, параллельной оси абсцисс,– частотная шкала. По оси ординат в амплитудной характеристике – относительная амплитуда, дБ; в фазовой – фазовый набег, рад

Решение и в этом случае стремится повторить колебания кортиева органа, что приводит к уплощению огибающей в области максимума. В области очень больших длин волн трудно выполнить правое неравенство. Покровная мембрана в этом случае становится очень податливой, падает амплитуда относительных нормальных перемещений между покровной мембраной и ретикулярной пластиной и определяющим становится член $\alpha h/b$. Таким образом, если условия максимального обострения выполняются для одной области огибающей бегущей волны, то при фиксированном отношении между жесткостью мембраны и величиной связи в других областях огибающей они могут быть нарушены. Следует также отметить, что максимум модуля поперечного смещения жидкости, определяемый путем подстановки левого неравенства (5) в формулу (4), не может превышать величины $|q| \ll b|q_к|/2h$; это означает, что невозможно одновременно достичь максимального обострения и усиления. В реальной улитке, по-видимому, реализовано некоторое оптимальное соотношение параметров покровной мембраны и связи между нею и кортиевым органом, обеспечивающее достижение достаточного обострения при незначительном

уменьшении гидравлического усиления. Проведенное рассмотрение также показывает, что продольная жесткость покровной мембраны, в большой степени определяющая обострение, при малых длинах волн зависит от изгиба мембраны, а при больших — от кручения. В результате степень обострения: т. е. порядок пространственной производной может меняться вдоль бегущей волны.

С целью уточнения количественных характеристик обострения и пределов устойчивости обсуждаемого механизма проведено численное решение уравнения (1) при различных значениях основных параметров. На фиг. 1 дано решение, повторяющее приведенное в работе [2] для следующих исходных данных: $b=0{,}31\cdot10^{-4}e^{75x}$, м, где x — расстояние от стремени, м; $H=b$; $h=5\cdot10^{-6}$ м; $E=2\cdot10^{5}$ Н/м^2; $r=0$; $\rho_м=1{,}1\cdot10^{3}$ кг/м^3; $\rho=1\cdot10^{3}$ кг/м^3; $\eta=1{,}2\cdot10^{-3}$ Па·с; $k_1=400$ Н/м^2; $k_2=5\cdot10^{4}$ Н/м^2; $\alpha=0$. На той же фигуре показаны нормированные в соответствии с формулой (4) амплитудные и фазовые характеристики второй и четвертой пространственных производных от колебаний кортиева органа. Они демонстрируют предельно достижимое обострение при заданных исходных данных для случаев, когда преобладают либо изгибные, либо крутильные колебания покровной мембраны. Как и предполагалось, смещение жидкости в области максимума определяется изгибными колебаниями, а в области больших длин волн — крутильными. Отклонение решения от огибающей второй производной на участках склонов, удаленных от максимума, связано с влиянием массового члена в правой части уравнения (1). Аномальные выбросы амплитудных и фазовых характеристик в области переднего склона связаны, по-видимому, с вычислительными погрешностями при восстановлении пространственной формы колебаний кортиева органа и не должны приниматься во внимание. Верхняя ось частот на фиг. 1 и на последующих фигурах позволяет представить полученные характеристики одновременно в пространственной и частотной областях.

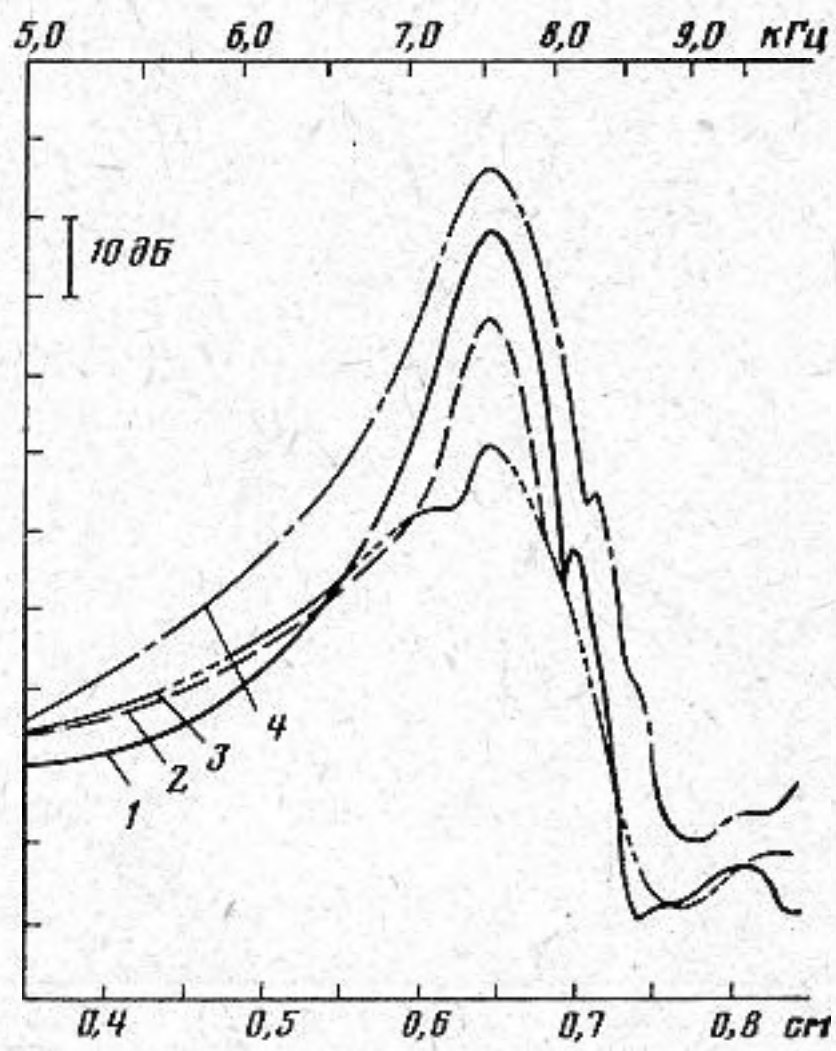


Фиг. 2. Амплитудно-пространственные характеристики решения уравнения (1) — *1*, для крутильного — *2* и для изгибного — *3* компонентов колебания покровной мембраны

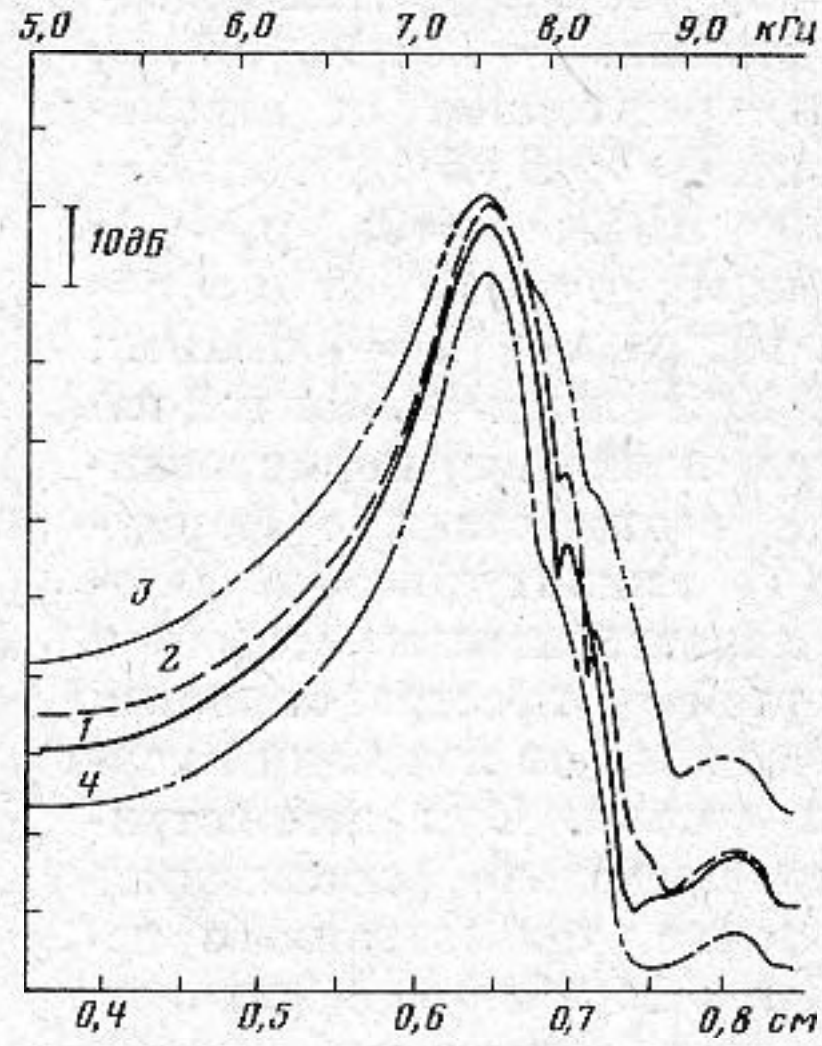
На фиг. 2 приведены амплитудные характеристики решения при наличии либо только изгибной, либо только крутильной жесткостей. Они наглядно демонстрируют вклад в общее решение каждой из компонент продольной жесткости мембраны. По данным фиг. 1 можно было бы заключить, что наличие крутильных колебаний приводит к ухудшению обострения в области заднего склона решения, однако резкий спад четвертой производной в области заднего склона приводит к увеличению влияния массы покровной мембраны и соответствующему приближению решения к колебаниям кортиева органа. Меньшее изменение второй производной по длине улитки позволяет удовлетворить условиям обострения (5) в большем диапазоне длин волн и влияние массового члена здесь практически не сказывается. В результате наличие крутильных колебаний не только не ухудшает решения в области заднего склона, но даже дает некоторый выигрыш.

Влияние модуля упругости покровной мембраны на решение иллю-

стрируется кривыми на фиг. 3, полученными для значений E от $5\cdot10^3$ до 10^6 Н/м^2. (В тексте и на фигурах указаны только изменяемые параметры. Остальные параметры уравнения (1) остаются при этом неизменными). В соответствии с проведенным качественным рассмотрением увеличение E приводит к увеличению амплитуды смещения жидкости с одновременным уменьшением крутизны склона амплитудно-пространственной характеристики и уплощением максимума. Уменьшение E улучшает условия обострения максимума, но снижает амплитуду колебаний. При этом за счет влияния массового члена существенно сужается сама область обострения. Тем не менее сохранение эффекта при изменении E в диапазоне 46 дБ говорит о чрезвычайной устойчивости механизма по этому параметру.



Фиг. 3



Фиг. 4

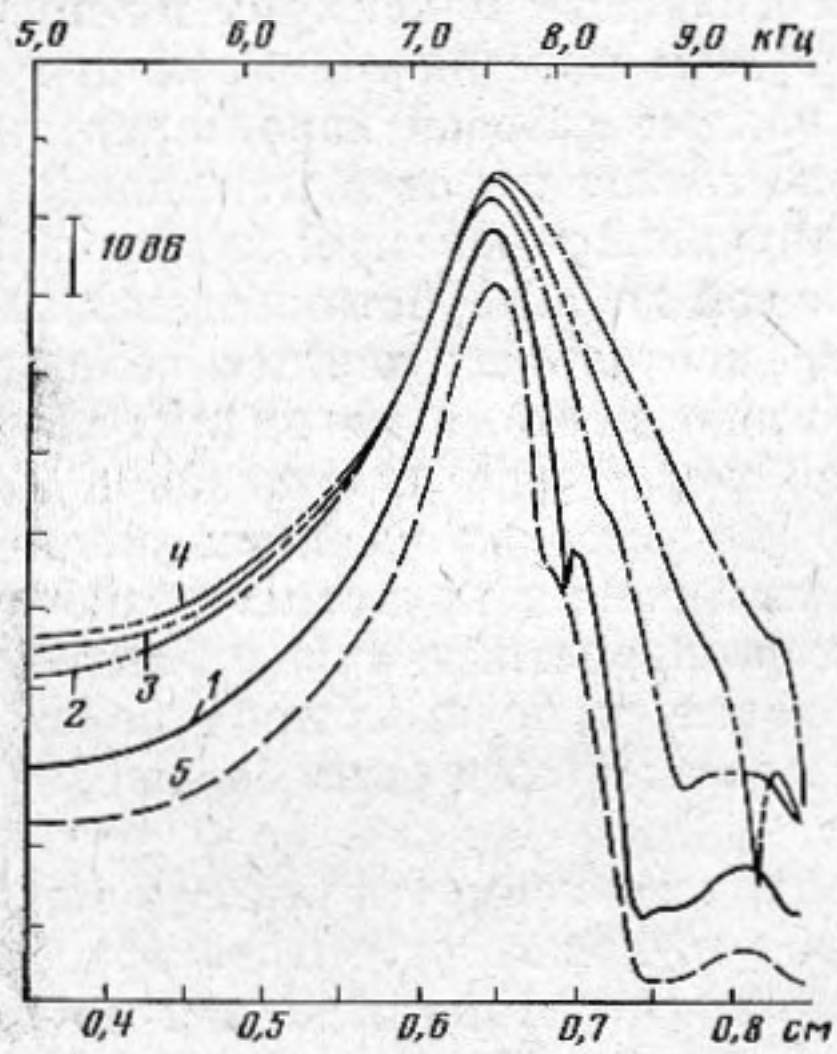
Фиг. 3. Зависимость амплитудно-пространственных характеристик поперечных смещений жидкости в слое от модуля упругости покровной мембраны (E Н/м^2). $E=2\cdot10^5$ – *1*, $4\cdot10^4$ – *2*, $5\cdot10^{-3}$ – *3*, $1\cdot10^6$ – *4*

Фиг. 4. Зависимость амплитудно-пространственных характеристик поперечных смещений жидкости в слое от величины упругой связи (k_2 Н/м^2) между кортиевым органом и покровной мембраной. $k_2=5\cdot10^4$ – *1*, $1\cdot10^4$ – *2*, $0{,}2\cdot10^4$ – *3*, $2{,}5\cdot10^5$ – *4*

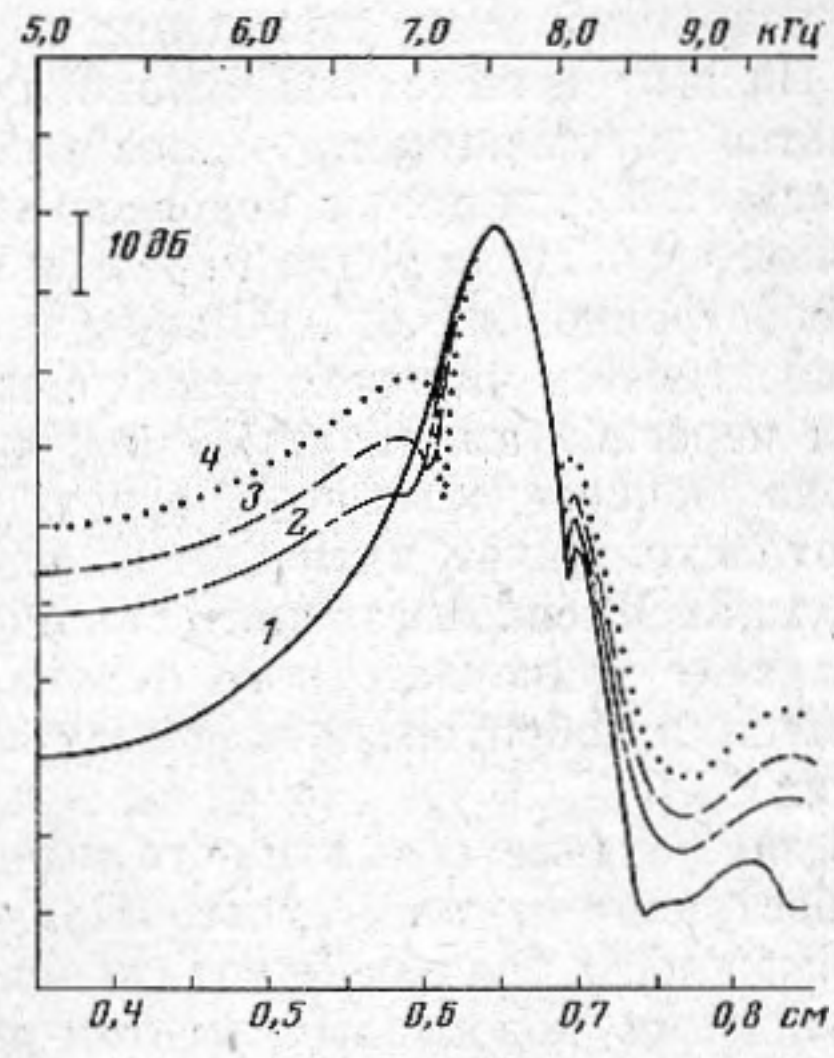
Варьирование жесткости связи k_2 от $0{,}2\cdot10^4$ до $2{,}5\cdot10^5$ Н/м^2 (фиг. 4) показывает, что при заданной величине $h=5$ мкм решение практически нечувствительно к изменению упругой компоненты. Только когда k_2 превосходит по величине член, описывающий вязкую связь ($6\cdot10^4$ Н/м^2 в области максимума), наблюдается уменьшение амплитуды колебания жидкости с незначительным увеличением обострения заднего склона. При меньших величинах вязкой связи (больших значениях H) влияние k_2 возрастает. На фиг. 5 представлены амплитудные характеристики решения, полученные для значений h, равных 2,5 и 10 мкм, при различных значениях k_2. Решение при $h=2{,}5$ мкм характеризуется увеличением амплитуды колебания и еще большим запасом устойчивости к изменению k_2, чем решение при $h=5$ мкм (при варьировании k_2 в прежних пределах кривые практически накладываются). В то же время при $h=10$ мкм и малых величинах k_2 наблюдается значительное уменьшение крутизны переднего фронта, вызванное распространением вынужденных колебаний покровной мембраны в направлении к вершине улитки при малом уровне демпфирования со стороны слоя. В этих условиях значение величины k_2 становится критическим и только при $k_2=1\cdot10^4$ Н/м^2 крутизна переднего склона приближается к крутизне огибающей колебаний кортиева органа. Относительная стабильность амплитуды при варьировании h объясняется наличием множителя $b/2h$ в выражении (4), частично компенсирующего влияние изменения вязкой связи.

Сдвиговая составляющая в колебаниях кортиева органа, как уже ука-

зывалось, приводит к сужению динамического диапазона параметров, обеспечивающих максимальное обострение. На фиг. 6 приведены амплитудно-пространственные характеристики решения для случаев, когда поперечная компонента колебания кортиева органа составляет 0,125, 0,25 и 0,5 от нормальной. Существенное ухудшение подавления заднего склона, особенно при $\alpha=0{,}5$, в какой-то мере компенсируется наличием «провала», подчеркивающего максимум решения. Физически указанный провал объясняется совпадением направлений поперечных перемещений кортиева органа и жидкости в слое. Тем не менее величина α для обеспечения удовлетворительного обострения в рамках рассматриваемой модели не должна превышать 0,125—0,5.



Фиг. 5



Фиг. 6

Фиг. 5. Зависимость амплитудно-пространственных характеристик поперечных смещений жидкости в слое от толщины слоя (h м) и величины упругой связи k_2. $h=5\cdot10^{-6}$, $k_2=5\cdot10^4$ – *1*; $h=10\cdot10^{-6}$, $k_2=1\cdot10^4$ – *2*; $h=10\cdot10^{-6}$, $k_2=1\cdot10^3$ – *3*; $h=10\cdot10^{-6}$, $k_2=5\cdot10^3$ – *4*; $h=2{,}5\cdot10^{-6}$, $k_2=$от $1\cdot10^3$ до $5\cdot10^4$ – *5*

Фиг. 6. Зависимость амплитудно-пространственных характеристик поперечных смещений жидкости в слое от соотношения амплитуд поперечных и нормальных смещений ретикулярной пластины (α). $\alpha=0$ – *1*, 0,125 – *2*, 0,25 – *3*, 0,5 – *4*

Таким образом, продемонстрированная в настоящей работе устойчивость эффекта обострения к изменению основных параметров в пределах, заведомо превышающих их возможный разброс для базальной части улитки, позволяет сделать вывод о справедливости предложенного механизма возбуждения волосковых клеток и обострения их частотных характеристик. Наиболее критичными для исследуемого механизма оказались: доля поперечной составляющей колебания кортиева органа по отношению к нормальной — α и соотношение между крутильной и изгибной жесткостями покровной мембраны. Что касается поперечных смещений кортиева органа, трудно избежать искушения именно их влиянием объяснить меньшее подавление низкочастотного склона амплитудно-частотной характеристики волокна слухового нерва по сравнению с решением уравнения (1) при $\alpha=0$ [2]. Однако не имея достоверных морфологических данных и оставаясь в рамках одномерной модели, нельзя указать точное значение α и полностью оценить его роль. Кроме того, учет влияния спиральной вырезки в области больших длин волн, по нашему мнению, позволит снизить вклад поперечной составляющей колебания кортиева органа, тогда реальная величина α может быть достаточно большой, а эффект не так значителен, как в настоящем решении.

Как показано в работе, изгибная жесткость покровной мембраны влияет на возбуждение волосковых клеток только при малых длинах волн, но уже при λ, превышающих 500—600 мкм, обострение полностью определяется второй пространственной производной. Поскольку длина волны

колебания базилярной мембраны возрастает с понижением частоты, можно ожидать, что в слуховом рецепторе млекопитающих обострение с понижением частоты ухудшается, переходя в пределе от четвертой ко второй пространственной производной. С другой стороны, если предложенный подход справедлив, то у видов млекопитающих, специализирующихся на восприятии и анализе звуков низких частот, в апикальной части улитки могут быть найдены структурные преобразования, приводящие к увеличению изгибной жесткости покровной мембраны.

Наконец, следует обратить внимание еще на один аспект проблемы обострения. В анализируемом механизме подавление низкочастотного склона характеристики возбуждения волосковой клетки связано с изменением наклона фазовой характеристики в области максимума и определяется величиной этого изменения и порядком пространственной производной. На высокочастотном склоне, где наклон фазовой характеристики не меняется, увеличение крутизны в основном зависит от того, совпадают ли на частотной оси точки перегиба амплитудной и фазовой характеристик. Причем, чем ближе точка перегиба фазовой характеристики к максимуму, тем обострение больше. Анализ экспериментальных данных показывает, что на высоких частотах такой сдвиг имеет место, а на низких частотах точки перегиба амплитудной и фазовой характеристик совпадают [3, 4]. Отсюда непосредственно следует, что на высоких частотах увеличение добротности может идти как за счет увеличения крутизны низкочастотного, так и высокочастотного склонов характеристики, а на низких — только за счет низкочастотного склона. Значит, и по этой причине степень увеличения добротности на высоких частотах может быть больше, чем на низких.

В заключение отметим, что выявленная зависимость свойств механизма обострения от конкретных параметров слухового рецептора показывает невозможность дальнейшего продвижения по пути решения проблемы возбуждения волосковых клеток и обострения без детального анализа структуры внутреннего уха отдельных видов млекопитающих.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Топорков Н. В., Черный А. Г.* Продольная жесткость покровной мембраны как основной фактор, обеспечивающий обострение амплитудно-частотных характеристик в улитке.– Докл. АН СССР, 1981, т. 261, с. 244–247.
2. *Топорков Н. В., Черный А. Г.* Механизм обострения в улитке млекопитающих.– Акуст. журн., 1984, т. 30, № 4, с. 532–539.
3. *Rhode W. S.* Some observations on cochlear mechanics.– J. Acoust. Soc. Amer., 1978, v. 64, № 1, p. 158–176.
4. *Rhode W. S.* Cochlear partition vibration.– Recent views.– J. Acoust. Soc. Amer., 1980, v. 67, № 5, p. 1696–1703.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова
Биологический факультет

Поступила в редакцию
27.IX.1982