

Math-Net.Ru

Общероссийский математический портал

С. М. Новоселова, Трансверсальные моды колебания текториальной мембраны и осцилляции волосковых клеток, *Зап. научн. сем. ПОМИ*, 1994, том 218, 138–148

Использование Общероссийского математического портала Math-Net.Ru подразумевает, что вы прочитали и согласны с пользовательским соглашением

<http://www.mathnet.ru/rus/agreement>

Параметры загрузки:

IP: 18.97.9.173

24 марта 2025 г., 05:38:12



С. М. Новоселова

ТРАНСВЕРСАЛЬНЫЕ МОДЫ КОЛЕБАНИЯ ТЕКТОРИАЛЬНОЙ МЕМБРАНЫ И ОСЦИЛЛЯЦИИ ВОЛОСКОВЫХ КЛЕТОК

ВВЕДЕНИЕ

Неудачи в попытках воспроизвести экспериментальные данные 80-х годов с помощью традиционных моделей улитки [1] и открытие в 1978 году Кемпом и соавторами [2] отоакустической эмиссии вызвали к жизни модели "активной" улитки с отрицательным трением. Эксперименты показывают, что при уровнях звукового давления 10–30 dB над порогом слышимости частотная избирательность улитки исключительно высока. При более интенсивных сигналах пик амплитуды становится ниже и шире, верхушка как бы срезается. Частотная избирательность мертвой улитки не зависит от интенсивности сигнала и практически совпадает с характеристиками живой улитки при высоких уровнях давления.

Гипотезы отрицательного трения объясняют этот эффект следующим образом. С помощью цепочки положительной обратной связи в ответ на сигнал из центральной нервной системы наружные волосковые клетки Кортиева органа начинают активно осциллировать и раскачивают базилярную мембрану в сечении, резонансном для частоты входного сигнала, если энергия этого сигнала достаточно мала. Вопрос о существовании или нет отрицательного трения в улитке является объектом острых дискуссий (в качестве обзора см. [1]).

Учет трансверсальной неоднородности в линейной модели улитки с диссипацией энергии в жидком пограничном слое [3, 4, 5] демонстрирует возможность высокой частотной избирательности для чисто механической "пассивной" конструкции, имитирующей улитку уха без отрицательного трения. Однако, эта теория не рассматривает осцилляций кортиева органа, наблюдаемых в эксперименте. Этой задаче посвящены нижеследующие приближенные оценки.

МОДЕЛЬ ТЕКТОРИАЛЬНОЙ МЕМБРАНЫ

Моделированию текториальной мембраны (ТМ) и ее взаимодействия с волосковыми клетками посвящены работы Звислоцкого

[6], Аллена [7], де Бура [8]. В этих исследованиях текториальная мембрана моделируется одной или несколькими абсолютно жесткими плитами, закрепленными на шарнирах.

Однако, измерение жесткости текториальной мембраны Звислоцким и Цефаратти [9] показало, что текториальная мембрана является гибкой, податливой структурой.

Гистологические исследования Кронестер-Фрай [10, 11] показывают, что текториальная мембрана составлена из пучков протофибрилл диаметром $0.3\mu\text{m}$ с промежутками $2.5\mu\text{m}$. Пучки идут наклонно, сверху и снизу отгибаются и образуют пограничные сетки толщиной около $1\mu\text{m}$. (Рис. 1).

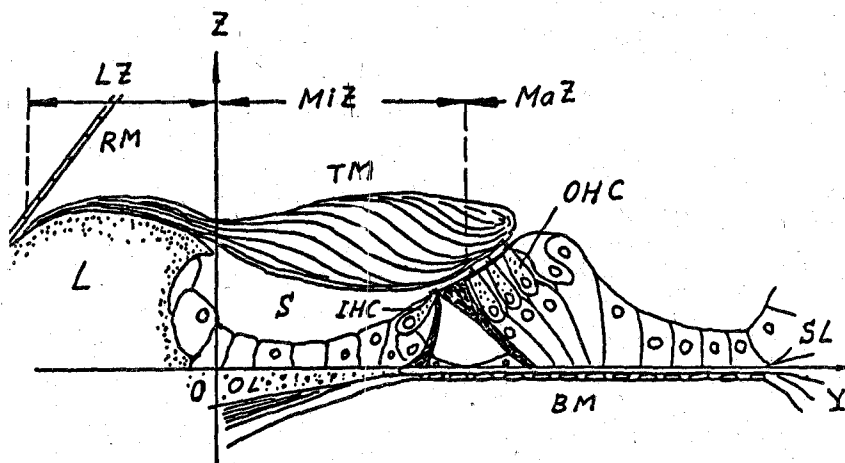


Рис. 1 Поперечное сечение улитковой перегородки (по двум рисункам Кронестер-Фрай: 1978, рис. 1, и 1979, рис. 2). TM – текториальная мембрана; BM – базиллярная мембрана; RM – мембрана Рейснера; S – сулькус (субтекториальное пространство); L – лимб; OL – костяная пластинка; SL – спиральная связка; OHC – наружные волосковые клетки; IHC – внутренние волосковые клетки; LZ – лимбальная зона TM; MiZ – средняя зона; MaZ – свободный край TM.

Радиусы кривизны изгиба пучков протофибрилл велики по сравнению с толщиной пучков. В механике такие кривые брусья классифицируются как слабо изогнутые [12]. Для слабо изогнутых брусьев имеет место закономерность [13]:

$$W = w + \delta.$$

где W – прогиб кривого бруса под нагрузкой q ; w – прогиб выпрямленного бруса под той же нагрузкой; δ – начальный прогиб бруса.

Разгибая мысленно систему слабо изогнутых пучков протофибрилл, из которых составлена ТМ, получим модель этой конструкции в виде плоской анизотропной пластинки.

Для оценки изгибной жесткости полученной модели воспользуемся данными измерений точечной жесткости Звислоцкого и Цефаратти [9]. В линейной области графика зависимость между приложенной нормально к какой-либо точке на свободном крае сосредоточенной силой и прогибом в этой точке определяется отношением:

$$\frac{P}{W} = 1.34 \cdot 10^{-2} \text{ dyne}/\mu\text{m}.$$

Направим ось X вдоль длины улитки и ось Y нормально к оси X в плоскости выпрямленной текториальной мембраны. В этой плоскости пучки протофибрилл идут под углом, близким к 45° . Поэтому можно воспользоваться выражением, полученным для изотропной бесконечно длинной пластинки с одним защемленным и другим свободным краем [13]. Связь между сосредоточенной силой P , приложенной к какой-либо точке на свободном крае и прогибом W в этой точке выражается соотношением:

$$W|_{y=b} = 0.168 \frac{Pb^2}{\pi D},$$

где b – ширина пластинки и D – ее жесткость на изгиб [13].

В экспериментах Звислоцкого и Цефаратти [9] ширина текториальной мембраны составляла $130\mu\text{m}$. Отсюда находится приближенная оценка Y -компоненты жесткости на изгиб:

$$D_y \approx 1.2 \cdot 10^{-3} \text{ dyne cm}.$$

Для сравнения, усредненная по сечению жесткость всей комплексной улитковой перегородки морской свинки оценивается экспонентой:

$$D_y^{(b)} = D_0 \exp(-\alpha x)$$

где :

$$1.9 \cdot 10^{-3} \text{ dyne cm} \leq D_0 \leq 4.4 \cdot 10^{-3} \text{ dyne cm}$$

$$0.030 \text{ mm}^{-1} \leq \alpha \leq 0.034 \text{ mm}^{-1}.$$

Эти оценки вычислены из карты характеристических частот по формуле: $D = \mu\omega_c^2 b^4 / \pi^4$ и уточнены путем подгона пиков амплитуд к сечениям с соответствующей характеристической частотой [3].

СОБСТВЕННЫЕ ФУНКЦИИ КОЛЕБАНИЯ ПОПЕРЕЧНОГО
СЕЧЕНИЯ ТЕКТОРИАЛЬНОЙ МЕМБРАНЫ

Рассмотрим свободные колебания поперечного сечения изолированной текториальной мембраны:

$$D_y \frac{\partial^4 w}{\partial y^4} + \mu \frac{\partial^2 w}{\partial t^2} = 0. \quad (1)$$

Здесь μ – поверхностная плотность текториальной мембраны.

Граничные условия на лимбе можно аппроксимировать либо жестким защемлением:

$$w|_{y=0} = 0, \quad \frac{\partial w}{\partial y}|_{y=0} = 0, \quad (2a)$$

либо свободно опертым краем:

$$w|_{y=0} = 0, \quad \frac{\partial^2 w}{\partial y^2}|_{y=0} = 0. \quad (2b)$$

Противоположный край изолированной от кортиева органа текториальной мембраны свободен:

$$\frac{\partial^2 w}{\partial y^2}|_{y=b} = 0, \quad \frac{\partial^3 w}{\partial y^3}|_{y=b} = 0. \quad (3)$$

Будем решать уравнение (1) методом Фурье:

$$w = Y(y) \cdot T(t),$$

$$\frac{Y^4(y)}{Y(y)} = -\frac{\mu T''(t)}{D T(t)} = k^4. \quad (4)$$

Решение первого из уравнений (4) можно искать в виде суммы:

$$Y = c_1 \sin(ky) + c_2 \cos(ky) + c_3 \operatorname{sh}(ky) + c_4 \operatorname{ch}(ky), \quad (5)$$

где c_i – неопределенные коэффициенты.

Из граничных условий (2b) и (3) находим:

$$c_2 = c_4 = 0 \quad (6a)$$

$$\left. \begin{aligned} c_1 \sin(kb) - c_3 \operatorname{sh}(kb) &= 0 \\ c_1 \cos(kb) - c_3 \operatorname{ch}(kb) &= 0 \end{aligned} \right\} \quad (6b)$$

Система (6b) имеет нетривиальное решение, если ее детерминант равен нулю:

$$\operatorname{tg}(\lambda) = \operatorname{th}(\lambda), \quad \lambda = kb. \quad (7)$$

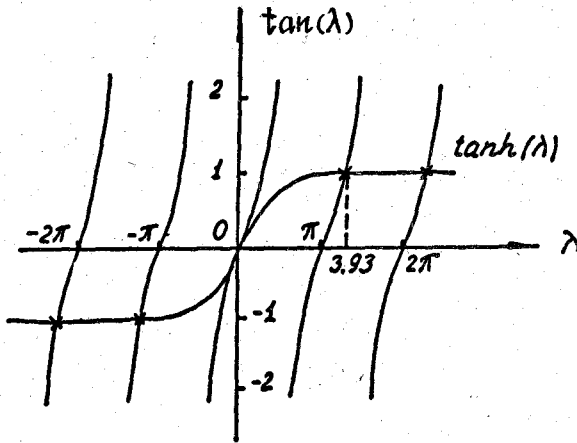


Рис. 2 Графическое решение уравнения (7).

Решение уравнения (7) видно на графике (рис. 2):

$$\lambda_0 = 0$$

$$\lambda_{\pm n} \approx \pm 3.93 \pm (n-1)\pi, \quad n \neq 0$$

Подставляя $\lambda_{\pm n}$ в систему (6b) и определяя из нее константы c_1 и c_3 , найдем решение (5) в виде:

$$Y^{(s)} = \pm \sum_{n=1}^{\infty} Y_n^{(s)} = \pm \sum_{n=1}^{\infty} d_n \left\{ \sin(k_n y) + \frac{\sin(k_n b)}{\text{sh}(k_n b)} \text{sh}(k_n y) \right\}, \quad k_n = \frac{\lambda_n}{b}.$$

Здесь индекс (s) указывает на граничное условие (2b) (свободно опертый край), d_n — неопределенные коэффициенты.

Форма старшей собственной функции свободных колебаний поперечного сечения ТМ при условии (2б) показана на рис. 4а. На графике виден узел вблизи свободного края пластинки.

Для граничных условий (2а) и (3) находим:

$$c'_1 + c'_3 = 0$$

$$c'_2 + c'_4 = 0 \quad (8a)$$

$$c'_1(\text{sh } k'b - \sin k'b) + c'_2(\text{ch } k'b + \cos k'b) = 0$$

$$c'_1(\text{ch } k'b + \cos k'b) + c'_2(\text{sh } k'b + \sin k'b) = 0. \quad (8b)$$

Детерминант системы (8b) определит волновое число k' для случая жестко заземленного на лимбе края:

$$\cos(k'b) \cdot \text{ch}(k'b) = -1 \quad (9)$$

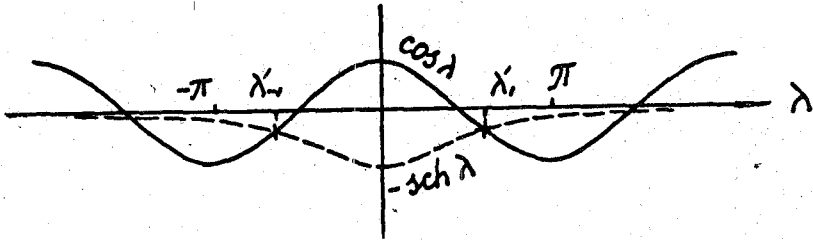


Рис. 3 Графическое решение уравнения (9). ($\text{sch } \lambda \equiv 1/\text{ch } \lambda$).

Решение уравнения (9) иллюстрирует график на Рис. 3:

$$\lambda'_1 \approx \pm 1.88$$

$$\lim_{n \rightarrow \pm\infty} (\lambda'_n) = \pm(n - 1/2)\pi, \quad \lambda' = k'b.$$

Выражение (5) в случае жестко защемленного на лимбе края имеет вид:

$$Y^{(c)} = \pm \sum_{n=1}^{\infty} Y_n^{(c)} = \sum_{n=1}^{\infty} d'_n \{ (\text{ch}(k'y) - \alpha_n \text{sh } k'y) - (\cos k'y - \alpha_n \sin k'y) \},$$

$$\alpha_n = \frac{\text{sh } k_n b - \sin k_n b}{\text{ch } k_n b + \cos k_n b}.$$

Вид старшей собственной функции показан на рис. 4б.

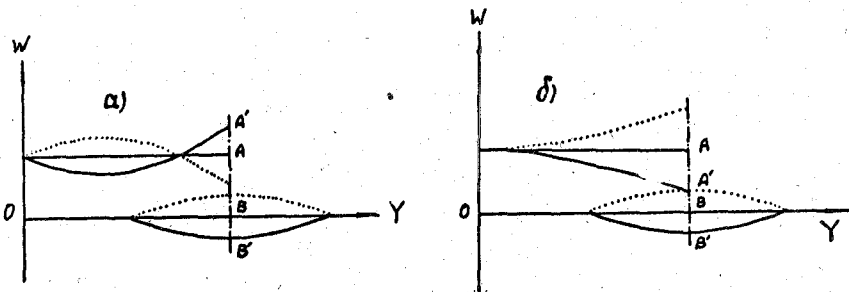


Рис. 4 Старшие собственные функции изолированных друг от друга текториальной и базиллярной мембран: а) лимбальный край оперт; б) лимбальный край защемлен.

СТАРШАЯ СОБСТВЕННАЯ ФУНКЦИЯ СЕЧЕНИЯ ТЕКТОРИАЛЬНОЙ МЕМБРАНЫ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

Форма старшей собственной функции текториальной мембраны при свободно опертом на лимбе крае дает возможность объединить множество разнообразных и внешне не связанных экспериментальных данных в единую систему.

1. Осцилляции наружных волосковых клеток.

Трехкамерная модель улитки, содержащая текториальную и базилярную мембраны без связывающих их наружных волосковых клеток, показала, что средняя часть ТМ колеблется синхронно с базилярной мембраной, в то время как маргинальный свободный край движется в противоположном направлении [14].

В реальной улитке маргинальный край ТМ соединен с базилярной мембраной через волосковые клетки. Жесткое закрепление волосков на нижней поверхности текториальной мембраны вынуждает всю конструкцию двигаться совместно, однако, волосковые клетки испытывают при этом переменные растягивающие и сжимающие напряжения.

Контакт базилярной и текториальной мембран не всегда остается жестким. Цилиндрические стенки волосковых клеток содержат длинные спиральные волокна, обвивающие тело клетки и формирующие ее цитоскелет [16]. Пружинообразный цитоскелет и масса клетки образуют осциллятор. Эксперименты Брандин и соавторов [16, 17] показывают, что изолированные волосковые клетки являются остро настроенными резонаторами, причем их собственные частоты совпадают с собственными частотами сечений улитки, из которых они взяты.

Наружная волосковая клетка осциллирует под действием растягивающих и сжимающих напряжений в окрестности общей резонансной частоты сечения и клетки, добавляя острый пик амплитуды к более плавной линии резонанса жесткой конструкции. Поврежденные волосковые клетки не осциллируют, этим можно объяснить разницу между резонансными кривыми живой и мертвой улитки. Количество движущейся массы в осциллирующем цилиндре зависит от амплитуды колебаний, поэтому колебания всей системы в области резонанса становятся нелинейными на значительно более низких уровнях звукового давления, чем в случае, когда волосковые клетки не осциллируют. Общий вид модели системы показан на рис 5.

Поскольку стенки наружных волосковых клеток содержат распределенный электрический заряд, их осцилляции порождают бы-

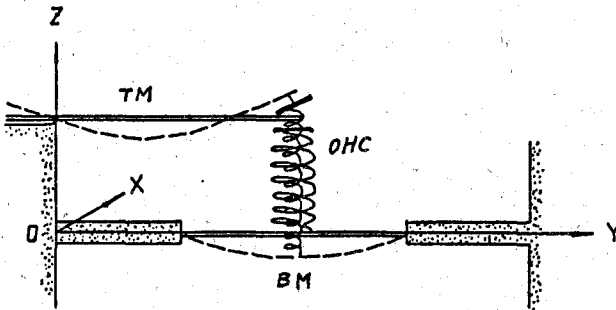


Рис. 5 Модель поперечного сечения улитковой перегородки. ТМ – текториальная мембрана; ВМ – базилярная мембрана; ОНС – наружная волосковая клетка.

стрые колебания электрического поля в улитке (так называемые “микрофоник” и внутриклеточный “АС-потенциал”).

2. Струйные течения в текториальной щели.

Гидродинамике сулькуса – канала с эндолимфой, находящегося под средней частью текториальной мембраны, – посвящены работы Стила и Джена [18] и де Бура [8]. В модели Стила и Джена текториальная мембрана рассматривается как абсолютно жесткая плита, и струйные течения возбуждаются колеблющейся боковой стенкой, изображающей орган Корти. В модели де Бура текториальная мембрана состоит из двух жестких плит, соединенных шарниром. Возникающие струйные течения ограничивают движения верхушек наружных волосковых клеток.

Форма старшей собственной функции колебания поперечного сечения пластинчатой модели текториальной мембраны обуславливает несколько иную схему гидромеханики сулькуса. Под сулькусом находится жесткое костяное дно, поэтому при движении средней части текториальной мембраны вниз часть жидкости выдавливается через текториальную щель. Одновременно свободный край сечения текториальной мембраны поднимается, расширяя просвет текториальной щели. Обратное движение жидкости в противофазе частично блокируется сетчатым маргинальным краем ТМ, который движется навстречу поверхности кортиева органа. Это обстоятельство делает течение нелинейным.

3. Активные процессы в улитке.

Течение жидкости через текториальную щель отклоняет волос-

ки внутренних и наружных волосковых клеток. Согласно данным Hudspeth [19], отгибание волосков приводит к раскрытию ионных каналов в стенках волосковых клеток. Движение ионов дает начало биохимическим процессам в клетке, которые протекают гораздо медленнее, чем акустические колебания. В результате акустическая энергия преобразуется в энергию нервных импульсов.

Другой тип активного процесса в наружных волосковых клетках описан в работах Брандин и соавторов [16, 17, 20] и Лепаж [21]. В результате вынужденных осцилляций наружная волосковая клетка начинает медленно изменять свою среднюю высоту и ширину. Лепаж полагает, что эта реакция носит адаптивный или защитный характер.

Существование отоакустической эмиссии (излучения слабых звуковых волн улиткой) не является доказательством активности акустических осцилляций наружных волосковых клеток. Известно, что любая высокочувствительная колебательная система отвечает вибрацией на каждый самый слабый толчок, если не предусмотрена специальная защита от помех. Слуховая система в целом обладает исключительно высокой помехоустойчивостью. Отоакустическую эмиссию можно связывать с какими-либо локальными дефектами в защите от внешних или внутренних помех. Характерно, что Манлей и Ташенберг [22] наблюдали максимальное количество спонтанных отоакустических эмиссий именно из области наибольшей чувствительности улитки, при измерениях на различных видах млекопитающих и птиц.

4. Граничное условие на лимбе.

Если аппроксимировать граничное условие на лимбе выражениями (2а), то расстояние между базилярной и текториальной мембранами может также меняться периодически под действием монохроматического сигнала, хотя и с меньшим размахом, чем в случае свободно опертого края (ур. 2б). В этом случае, однако, все сечение ТМ движется в одном и том же направлении (рис. 4), поэтому в области резонанса в текториальной щели будут преобладать течения из улиткового канала в сулькус. Это противоречит экспериментальным данным [23].

Кажется поразительным, что на зарисовках Кронестер-Фрай [10, 11] изображен типичный случай свободно опертого на лимбе края. Такую же картину можно увидеть и в атласе Бодиа-на [24], причем во всех этих источниках участок текториальной мембраны, покрывающий верхушки волосковых клеток, занимает крайнюю четверть поперечного сечения ТМ, от узловой линии до свободного конца, в точном соответствии с графиком собственной

функции модели (рис. 4а).

Сопоставление "пластинчатой" модели текториальной мембраны с экспериментальными данными дает возможность связать широкий круг разнообразных наблюдений в единую простую и естественную систему, не нуждающуюся в отрицательном трении.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (93-011-16148).

ЛИТЕРАТУРА

1. E. De Boer, *Auditory physics. Physical principles in hearing theory. III.* — Physics reports 203 No. 3 (1991), 125-231.
2. D. T. Kemp, *Stimulated acoustic emission from within the human auditory system.* — J. Acoust. Soc. Am. 64 (1978), 1386-1391.
3. S. M. Novoselova, *A possibility of sharp tuning in a linear transversely inhomogeneous cochlear model.* Hear. Res. 41, No. 2, 125-136, 1989; Errata: Hear. Res. 46, No. (1/2), 179-180, (1990).
4. S. M. Novoselova, *An alternative mechanism of sharp cochlear tuning.* In: Biophysics of hair cell sensory systems (H. Duifhuis, J. W. Horst, P. van Dijk and S. M. van Netten, eds.), World Scientific, Singapore, 338-344, 1993.
5. С. М. Новоселова, *Линейная трансверсально неоднородная модель улитки с высокой частотной избирательностью.* — Зап. научн. семин. ПОМИ 210 (1993), 171-182.
6. J. J. Zwislocki, *Theory of cochlear mechanics.* — Hear. Res. 2 (1980), 171-182.
7. J. B. Allen, *Cochlear micromechanics - a physical model of transduction.* — J. Acoust. Soc. Am. 68 (1980), 1660-1670.
8. E. De Boer, *The sulcus connection. On a mode of participation of outer hair cell in cochlear mechanics.* — J. Acoust. Soc. Am. 93 No. 5 (1993), 2845-2859.
9. J. J. Zwislocki and L. K. Gafaratti, *Tectorial membrane II: stiffness measurements in vivo.* — Hear. Res. 42 (1989), 211-228.
10. A. Kronester-Frei, *Ultrastructure of the different zones of the tectorial membrane.* — Cell Tiss. Res. 193 (1978), 11-23.
11. A. Kronester-Frei, *The effect of changes in endolymphatic ion concentrations of the tectorial membrane.* — Hear. Res. 1 (1979), 81-94.
12. М. Н. Рудицин, П. Я. Артемов и М. И. Любошиц, *Справочное пособие по сопротивлению материалов.* Минск, 1961.
13. С. П. Тимошенко, С. Войновский-Кригер, *Пластинки и оболочки.* Наука, М., 1966.
14. V. M. Babich and S. M. Novoselova, *On vibration of membranes in the mammalian cochlea.* In: Mechanics of hearing (1983), Eds.: E. de Boer and M. Viergever, Delft University Press, Delft.
15. M. C. Holley and J. F. Ashmore, *A cytoskeletal spring in cochlear outer hair cells.* — Nature 335 (1988), 635-637.
16. L. Brundin, Å. Frock and B. Canlon, *Tuned motile responses of isolated cochlear outer hair cell.* — Acta Oto-Laryngol. 467, Supplement (1989), 229-234.
17. L. Brundin and I. Russel, *Sound induced movements and frequency tuning in outer hair cells isolated from the guinea pig cochlea.* In: Biophysics of hair cell sensory systems (H. Duifhuis, J. W. Horst, P. van Dijk and S. M. van Netten, eds.), World Scientific, Singapore, 182-191, 1993.

18. C. R. Steele and D. H. Jen, *Analysis of streaming flow induced in the tectorial gap*. manuscript, 1991.
19. A. J. Hudspeth, *The cellular basis of hearing; the biophysics of hair cells*. — *Science* **230** (1985), 745–752.
20. L. Brundin, Å. Flock, C. M. Khanna and M. Ulfendahl, *The tuned displacement response of the hearing organ is generated by the outer hair cells*. — *Neuroscience* **49** No. 3 (1992), 607–616.
21. E. L. LePage, G. Reuter, S. Hong and H. P. Zenner, *Summating baseline shifts and mechanical adaption in a guinea pig cochlear explant shown with two optical displacement-sensing techniques*. In: *Biophysics of hair cell sensory systems* (H. Duifhuis, J. W. Horst, P. van Dijk and S. M. van Netten, eds.), World Scientific, Singapore, 240–248, (1993).
22. G. Manley and G. Taschenberger, *Spontaneous oto-acoustical emissions from a bird: a preliminary report*. In: *Biophysics of hair cell sensory systems* (H. Duifhuis, J. W. Horst, P. van Dijk and S. M. van Netten, eds.), World Scientific, Singapore, 33–39, 1993.
23. H. Spoendlin, *Primary structural changes in the organ of Corti after acoustic overstimulation*. — *Acta Otolaryngol.* **71** (1971), 166–176.
24. D. Bodian, *Electron microscopic atlas of simian cochlea*. — *Hear. Res.* **9** No. 2 (1983), 201–246.

Novoselova S. M. The transversal modes of the tectorial membrane free vibrations and the origin of the outer hair cells oscillations.

The tectorial membrane of the mammalian inner ear is considered as a system of weakly bent beams, and modelled with a flat long anisotropic plate with one supported and the other free long edges. The major cross-sectional eigenfunction of such a plate is found to have a node near the free edge. So, the marginal strip of the vibrating plate moves in counterphase with the last part of the plate body. In result, the outer hair cells connecting the tectorial membrane marginal strip to the basilar membrane experience the altering compressive and stretching forces. Thus, the oscillations of the outer hair cells are seen as a simply forced “passive” mechanical movement. The resonator properties of the outer hair cells are taken into account. The results allow to explain a great deal of the various experimental data in a simple and natural way, free of the negative dumping necessity.

С.-Петербургское отделение
Математического института
им. В. А. Стеклова РАН

Поступило 23 сентября 1994 г.