

О КОЛЕБАНИИ БАЗИЛЯРНОЙ МЕМБРАНЫ ВО ВНУТРЕННЕМ
УХЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХВведение

Улитка уха является одним из важнейших элементов слуховой системы, осуществляющим, в частности, частотный анализ звуковых сигналов. Улитка представляет собой свернутую в спираль костяную трубку, разделенную внутри двумя перегородками (базиллярной и рейснеровой мембранами) на три канала. Каналы заполнены жидкостью — перилимфой и эндолимфой. Звуковой сигнал через систему косточек среднего уха поступает на гибкую мембрану входного "овального" окна, вызывая колебания перилимфы и бегущую изгибную волну на поверхности базиллярной и рейснеровой мембран. Бегущая волна достигает максимума в некоторой точке, зависящей от частоты сигнала, после чего быстро затухает. Положение максимума амплитуды на базиллярной мембране и частота сигнала связаны взаимно-однозначной зависимостью: чем выше частота, тем ближе к входному окну ее максимум [1]. Построению теории колебаний базиллярной мембраны посвящено много работ (см. обзор А.Инсельберга [2], содержащий 105 ссылок на теоретические и экспериментальные исследования).

Наибольшую популярность приобрела математическая модель, приводящая гидродинамические уравнения улитки к уравнению телеграфной линии с распределенными параметрами: $\frac{\partial^2 \psi}{\partial x^2} = f(x)\psi$ [3-12]. Достоинство этой модели — простота и достаточно хорошее сходство ее амплитудно и фазо-частотных характеристик с измеренными в эксперименте, точнее, возможность с помощью теории синтеза электрических цепей так подобрать параметры этой линии, чтобы обеспечить заданную форму амплитудно- и фазо-частотных характеристик. Однако, эта модель не описывает многих существенных аспектов акустических явлений в улитке, в частности, отсутствия отраженных от конца волн в реальной улитке.

Следующим приближением является двумерная модель [13-15], учитывающая неравномерное распределение давления по высоте. В этой модели базиллярная мембрана представлена импедансной стенкой

с комплексным сопротивлением.

В трехмерной модели Инсельберга [2] базилярная мембрана моделируется изотропной пластинкой переменной ширины, однако, давление над мембраной усредняется по высоте.

В модели Лайна [16, 17] решение трехмерной задачи строится с помощью функции Грина. Эта модель требует численного решения [17].

В настоящей работе предпринята попытка рассмотреть улитку как гидромеханический волновод с плавно меняющимися свойствами, вдоль среднего сечения которого расположена упругая анизотропная пластинка — базилярная мембрана.

§ I. Исходные уравнения и краевые условия

В качестве модели улитки рассматривается "ящик" (рис. I), вытянутый вдоль оси X с прямоугольным поперечным сечением:

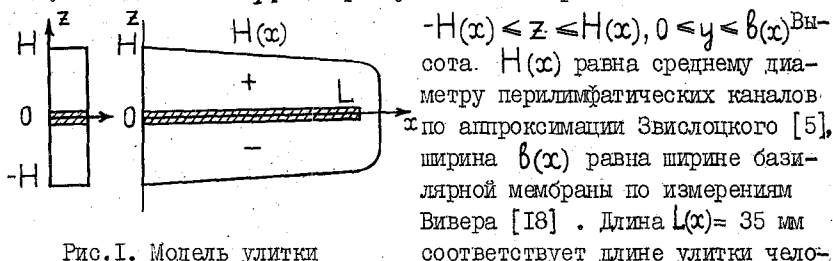


Рис. I. Модель улитки
вещеского уха [1, 18]. Вся среднюю область улитки, заключенную между базилярной и рейснеровой мембранами (*scala media*), следуя примеру работ [2-17], заменим эффективной упругой перегородкой, с толщиной $h(x, y)$. Пусть w — ее смещение (мы будем учитывать лишь нормальные смещения, как это принято в теории пластин). Тогда $w(x, y, t)$ удовлетворяет уравнению колебания анизотропной (точнее, армированной ребрами жесткости) пластинки [19]:

$$\frac{\partial^2}{\partial x^2} \left[D_x(x, y) \frac{\partial^2 w}{\partial x^2} \right] + 2 \frac{\partial^2}{\partial x \partial y} \left[D_x(x, y) \frac{\partial^2 w}{\partial x \partial y} \right] + \frac{\partial^2}{\partial y^2} \left[D_y(x, y) \frac{\partial^2 w}{\partial y^2} \right] + \nu \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{\partial v_x^+}{\partial z} - \frac{\partial v_x^-}{\partial z} \right) \frac{h(x, y)}{2} + \mu(x, y) \frac{\partial^2 w}{\partial t^2} = P^- - P^+ \Big|_{z=0} \quad (I.1)$$

Здесь D_x и D_y — эффективные жесткости пластинки соответственно в продольном и поперечном направлениях, μ — эффективная плотность базилярной мембраны, P^+ и P^- , v_x^+ и v_x^- — соответственно давление и x -компоненты скорости над и под базилярной мембраной. Четвертый член левой части характеризует вяз-

кое затухание волн, распространяющихся вдоль мембраны. Известно, что поверхность базиллярной мембраны покрыта вязкими желатиновыми слоями, в то время как вязкость перилимфы мала — порядка вязкости воды [1,20]. Мы будем учитывать потери на трение только в тонком вязком желатиновом слое между базиллярной мембраной и перилимфой. Касательные компоненты скорости перилимфы U_x^+ и U_x^- создают дополнительный изгибающий момент $M_\eta = \eta \left(\frac{\partial U_x^+}{\partial z} - \frac{\partial U_x^-}{\partial z} \right) \frac{h}{2}$, действующий на базиллярную мембрану. (Здесь η — коэффициент вязкости желатины). Подобным образом вязкое затухание учитывалось в модели Инсельберга [2].

Будем полагать, что во внутреннем объеме улитки колебания жидкости описываются уравнениями гидродинамики в форме Эйлера и волновым уравнением:

$$\rho \frac{\partial \vec{U}}{\partial t} = -\text{grad } p, \quad (I.2)$$

$$\Delta p = \frac{1}{c_0^2} \frac{\partial^2 p}{\partial t^2}. \quad (I.3)$$

Здесь \vec{U} — вектор скорости, ρ — плотность перилимфы, c_0 — акустическая скорость.

На краях улитки выполняются следующие граничные условия:

$$\frac{\partial p}{\partial z} = 0 \quad \text{при } z = \pm H, \quad (I.4)$$

$$\frac{\partial p}{\partial y} = 0 \quad \text{при } y = 0, y = b, \quad (I.5)$$

$$\frac{\partial p^+}{\partial z} = \frac{\partial p^-}{\partial z} \quad \text{при } z = 0, \quad (I.6)$$

$$U_x = U_0 \quad \text{при } x = 0, y = \frac{b}{2}, z = \frac{H}{2}, \quad (I.7)$$

$$U_x(+z) = -U_x(-z) \quad \text{при } x = 0, \quad (I.8)$$

$$p^+ = p^- \quad \text{при } x = L, z = 0. \quad (I.9)$$

Условие (I.7) характеризует заданный на входном "овальном" окне сигнал, граничное условие (I.8) определено экспериментально Бекеши [1].

§ 2. Приближенное решение уравнений задачи

Будем рассматривать лишь случай установившихся колебаний с гармонической зависимостью от времени.

Из экспериментов с механической моделью улитки [1,21] известно, что траектории жидких частиц лежат в плоскостях, параллель-

ных xz , то-есть, скорости V_y близки к нулю и давление p постоянно по ширине улитки. Однако, смещение $w = \frac{1}{g\omega^2} \frac{\partial p}{\partial z}$ на границе (I.I) является функцией y . Можно предположить, что постоянной по y компоненте смещения базиллярной мембраны соответствует распространяющаяся в волноводе мода, а остальным гармоникам - неоднородные быстро затухающие волны. Чтобы выделить главную часть решения, воспользуемся методом смягчения граничных условий [22] и заменим равенство (I.I) некоторым средним по ширине соотношением. Умножим обе части равенства (I.I) на $\frac{2}{b} \sin \frac{\pi y}{b}$ и проинтегрируем от 0 до b . При этом смещение $w(x, y)$ и касательные скорости $V_x(x, y)$ разложим в ряд по синусам на этом же интервале и отбросим все члены разложения, кроме первого. В результате получим:

$$\frac{\partial^2}{\partial x^2} \left[\bar{D}_x \frac{\partial^2 w}{\partial x^2} \right] - 2 \frac{\pi^2}{b^2} \frac{\partial}{\partial x} \left[\tilde{D}_x(x) \frac{\partial w}{\partial x} \right] + \frac{\pi^4}{b^4} \bar{D}_y w + \\ + \eta \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{\partial V_{x1}^+}{\partial x} - \frac{\partial V_{x1}^-}{\partial x} \right) \frac{\bar{h}(x)}{2} - \bar{\mu} \omega^2 w = p_1^- - p_1^+ \quad (2.1)$$

Здесь

$$\bar{f}(x) = \frac{2}{b} \int_0^b f(x, y) \sin^2 \frac{\pi y}{b} dy, \quad \tilde{f}(x) = \frac{2}{b} \int_0^b f(x, y) \cos^2 \frac{\pi y}{b} dy, \\ f_1(x) = \frac{2}{b} \int_0^b f(x, y) \sin \frac{\pi y}{b} dy,$$

под $f(x, y)$ подразумеваются и коэффициенты, и переменные уравнения (I.I). Коэффициенты уравнения (2.1): $\bar{D}_x(x)$, $\tilde{D}_x(x)$, $\bar{D}_y(x)$, $\bar{b}(x)$ медленно меняются вдоль оси x , поэтому будем считать, что они являются функциями ϵx , где ϵ - малый параметр задачи. Будем искать выражение для давления p в виде, характерном для волноводов с медленно меняющимися свойствами [23]:

$$p^+ = p_0 \exp \left[\frac{i}{\epsilon} \int_0^{x_1} \xi(x_1) dx_1 \right] \text{ch} \left[\xi(x_1)(H-z) \right]; H \geq z \geq 0, \\ p^- = -p_0 \exp \left[\frac{i}{\epsilon} \int_0^{x_1} \xi(x_1) dx_1 \right] \text{ch} \left[\xi(x_1)(H+z) \right]; -H \leq z \leq 0. \quad (2.2)$$

Функции $\xi(x_1)$ и $\zeta(x_1)$ можно было бы заменить рядами по степеням ϵ , но мы интересуемся лишь первым приближением, поэтому не пишем соответствующих разложений. Формулы (2.2) удовлетворяют волновому уравнению (I.3) и граничным условиям (I.4-I.6) и (I.8).

Зависимость давления от высоты по закону гиперболического

косинуса характерна для волноводов с одной жесткой и другой импедансной стенкой [24, 25]. Аналогичное распределение давления по высоте можно увидеть и в двумерных моделях улитки [13-15].

Подставляя выражения (2.2) в (2.1) и (1.3) и пренебрегая высшими степенями ε и другими малыми величинами, получим трансцендентное уравнение для волнового числа:

$$\lambda \{ \alpha \lambda^4 + (2\alpha - i\Omega R) \lambda^2 + (1 - \Omega^2) \} = \Omega^2 c(x) \operatorname{cth}(\lambda L), \quad (2.3)$$

где

$$\lambda = \xi \frac{\beta}{\pi}, \quad \xi^2 = \zeta^2 + \frac{\omega^2}{c_0^2}, \quad \tilde{D}_x = \bar{D}_x - \alpha D_y, \quad \omega_0^2 = \frac{\pi^4}{8^4} \frac{Dy}{\mu},$$

$$\Omega = \frac{\omega}{\omega_0}, \quad R = \frac{\pi^3 \eta \bar{h}}{2\pi \beta^2 \omega_0}, \quad c(x) = \frac{2\beta g}{\pi \mu}, \quad L = \frac{\pi H}{\beta}.$$

Уравнение (2.3) решалось численно методом последовательных приближений при фиксированных x , для 70 точек на базиллярной мембране. Решение в точке x_{i-1} служило исходным приближением в точке x_i , поэтому необходимая точность достигалась очень быстро — за 4-8 итерационных шагов. По формулам (2.2) и (1.2) вычислялся комплексный коэффициент передачи $K(\omega, x)$ и фазовая скорость U_φ изгибной волны:

$$K(\omega, x) = \frac{U_z(\omega, x, 0)}{U_x(\omega, 0, \frac{H(0)}{2})}; \quad U_\varphi(\omega, x) = \frac{\omega}{\operatorname{Re}[\xi(\omega, x)]}.$$

Модуль и аргумент $K(\omega, x)$ являются относительной амплитудой и фазовым сдвигом колебаний базиллярной мембраны в точке x по отношению к амплитуде и фазе колебаний середины входного "овального" окна.

Параметры, входящие в уравнение (2.3), известны лишь по порядку величины, поскольку сложный комплекс "scala media" заменен эффективной анизотропной пластинкой. При численном решении были выбраны следующие значения: $\alpha = 0.001$, $\omega_0 = 4\pi \cdot 2 \text{ ГГц} \cdot 10^{-0,06 \frac{x}{\text{мм}}}$,

$$\eta = 30 \frac{\text{см}^2}{\text{сек}}, \quad \bar{h}(x) = H(x)/3, \quad \bar{\mu} = g\bar{h}, \quad g = 1 \frac{\text{г}}{\text{см}^3}.$$

На рис. 2 и 3 проиллюстрированы некоторые результаты вычислений в виде амплитудно- и фазо-координатных характеристик и графика фазовой скорости.

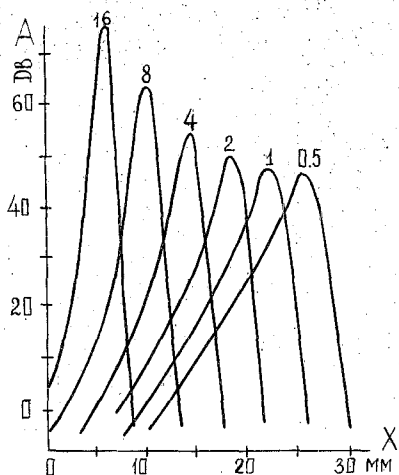


Рис. 2.

Амплитудно-координатные характеристики базиллярной мембраны модели. По оси абсцисс отложено расстояние x вдоль длины улитки, по оси ординат — отношение амплитуды колебаний базиллярной мембраны в точке x к амплитуде колебаний середины входного "овального" окна в децибелах. Цифрами обозначены частоты сигналов в килогерцах.

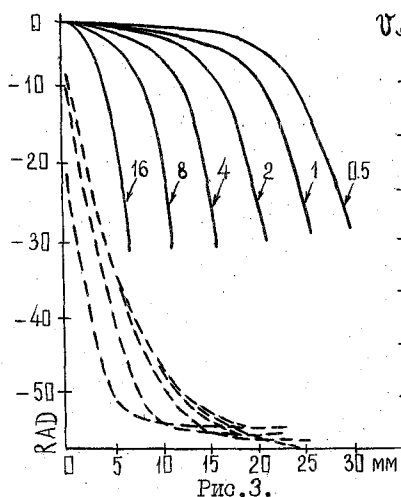


Рис. 3.

Фазо-координатные характеристики базиллярной мембраны модели (сплошные линии) и фазовая скорость v_ϕ изгибной волны (пунктирные линии). По оси абсцисс отложено расстояние вдоль улитки, слева по оси ординат — фазовый сдвиг между точкой x на мембране и серединой входного окна в радианах, справа по оси ординат — фазовая скорость бегущей волны в м/сек. Стрелками отмечены позиции максимальной амплитуды, цифрами — частоты сигналов в кГц.

§ 3. Обсуждение результатов

Кривые, изображенные на рис. 2 и 3, имеют в целом такой же характер, как и экспериментальные результаты [1, 26-32]. Детальные характеристики (ширина полосы пропускания, наклоны правой и левой ветвей, крутизна фазовой характеристики и численные значения фазовой скорости в точках максимума амплитуды) в целом достаточно близки к измеренным. Эти параметры широко варьируются с изменением коэффициентов $\bar{D}_x(x)$, $\bar{D}_y(x)$, $\bar{\mu}(x)$, $\bar{n}(x)$ и

ω , значения которых можно оценить в лучшем случае до порядка величины. Характер поведения решения воспроизводит экспериментальные результаты значительно полнее, чем, например, модель телеграфной линии. Фазовые скорости, как показывает график, при малых $\frac{\omega}{\omega_0}$ не зависят от частоты, и здесь волна распространяется без дисперсии. По мере приближения к области максимальной амплитуды кривая фазовой скорости расщепляется на ветки с разными значениями ω , и волновой пакет расплывается. Это полностью соответствует экспериментальным наблюдениям [30].

Существенным свойством рассмотренной выше модели (так же, как и в моделях [13-15]) является нарастающая концентрация энергии в слое над базиллярной мембраной за счет вышележащих слоев по мере продвижения бегущей волны от стремечка к геликотреме. Это обусловлено возрастанием волнового числа $\zeta(x)$, которое, в свою очередь, определяется граничным условием на мембране (2.3). Из уравнения (2.3) видно, что ζ растет с возрастанием $\frac{\omega}{\omega_0}$ (по крайней мере, при $\omega < \omega_0$). Плотность акустической энергии в волноводе с одной импедансной стенкой пропорциональна

$$|ch \zeta(H-z) sh \zeta(H-z)|, \text{ поэтому, по мере движения волны}$$

в сторону убывающей жесткости базиллярной мембраны акустическая энергия концентрируется над мембраной. Здесь она попадает в вязкий слой желатины и диссипирует (причем, как показывают численные оценки, волна практически затухает раньше, чем достигается равенство $\omega = \omega_0$). Эти результаты согласуются с экспериментальными данными Тазаки, Дэвиса и Легви [31]: повреждение стенок улитки с частичным вытеканием перилимфы или вдавливание в перилимфатический канал крупных препятствий оказывало влияние на отклик базиллярной мембраны позади препятствия лишь в тех случаях, когда эти повреждения находились в зоне, соответствующей малым волновым числам $\zeta(\omega, x)$, то-есть, при малых отношениях ω/ω_0 . При больших ω/ω_0 даже очень массивные препятствия не оказывали влияния на отклик мембраны позади препятствия, и практически вся акустическая энергия распространялась в узком слое над базиллярной мембраной [31]. Эти наблюдения, противоречившие одномерной "телеграфной" модели, целиком согласуются с теорией гидроакустического волновода. Модель гидромеханического волновода, благодаря сравнительной простоте математического аппарата, может быть использована при изучении различных аспектов акустического анализа в улитке уха.

Литература

- I. B e k e s y G. Experiments in hearing. - Mc Graw-Hill Book company, N 4, 1960. 745 p.
2. I n s e l b e r g A. Cochlear dynamics; the evolution of a mathematical model. - SIAM Review, 1978, vol.20, N 2, p. 301-351.
3. F l e t c h e r H. On the dynamics of the cochlea. - J. Acoust. Soc. Am., 1951, vol.23(6), p.637-645.
4. R a n k e O. Theory of operation of the cochlear. - J. Acoust. Soc. Am., 1950, vol.22, p.772-777.
5. Z w i s l o c k i J. Theory of the acoustical acting of the cochlea. - J. Acoust. Soc. Am., 1950, vol.22, p.778-784.
6. P e t e r s o n L.C., B o g e r t B.P. A dynamical theory of the cochlea. - J. Acoust. Soc. Am., 1950, vol.22, p.369-381.
7. О с т р о в с к и й Л.А., С у т и н А.М. О колебаниях базиллярной мембраны улитки. Акуст. журн., 1974, т.20(6), с.874-881.
8. S c h r o e d e r M.R. An integrable model for the Basilar membrane. - J. Acoust. Soc. Am., 1973, vol.53, p.429-434.
9. N i l s s o n H.G., M o l l e r A.R. Linear and non-linear models of the basilar membrane motion. - Biological cybernetics, 1977, vol.27, p.107-112.
10. Z w i e g G., L i p e s R., P i e r c e J.R. The cochlear compromise. - J. Acoust. Soc. Am., 1976, vol.59, p.975-982.
- II. Ш у п л я к о в В.С. Модель спектрального слухового анализатора. Труды 8-го Всесоюзного семинара по автоматич. распознаванию слуховых образов. Львов, 1974, с.57-60.
12. М о л ч а н о в А.П., Б а б к и н а Л.Н. Электрические модели механизмов улитки органа слуха. Л., 1978, 81 с.
13. L e s s e r M.B., B e r k e l e y D.A. Fluid mechanics of the cochlea. - J. Fluid Mech., 1972, vol.51(3), p.497-512.
14. S i e b e r t W.M. Ranke revisited—a simple short-wave cochlear model. - J. Acoust. Soc. Am., 1974, vol.56(2), p.594-600.
15. S c h r o e d e r M.R. Models of hearing. - Proc. IEEE, 1975, vol.63(9), p.1332-1350.
16. L i e n D.L. A mathematical model of the mechanics of the cochlea. Monograph N 212, Sain Lous, Missouri, 1973. 144 p.
17. A l l e n J.B. Two-dimensional cochlear fluid model. New results. - J. Acoust. Soc. Am., 1977, vol.61(1), p.110-119.
18. V e v e r E.G. Theory of hearing. Shapman Hill. New-York-London, 1949. 484 p.
19. Л е х н и ц к и й С.Г. Анизотропные пластинки. М., 1957, 463 с.

20. Steep, L i, Y o u n g, M e i r y. 4-th symposium on participation of vestibular organ in cosmonautics. NASA SP-152, Wasington, 1968, p.409.
21. Т о н н д о р ф J. Fluid motion in cochlear models.-J. Acoust.Soc.Am., 1957, vol.29, p.558-568.
22. Л е й б е н з о н Л.С. Курс теории упругости. М., 1947, 464с.
23. П о к р о в с к и й В.Л., У л и н и ч Ф.Р., С а в и н - н ы х С.К. К теории волноводов переменного сечения. - Радиотехника и электроника, 1959, т.4, №2, с.161-171.
24. И с а к о в и ч М.А. Общая акустика. М., 1973. 495 с.
25. Б у й в о л В.Н. Колебания и устойчивость деформируемых систем в жидкости. Киев, 1975. 190 с.
26. R h o d e W.S. Observation of the vibration of the basilar membrane in squirrel monkeys using the Mössbauer technique.-J.Acoust.Soc.Am., 1971, vol.49, p.1218-1231.
27. J o h n s t o n e B.M., Y a t e s G.K. Basilar membrane tuning curves in the guinea-pig.-J.Acoust.Soc.Am., 1974, vol.55, p.587-594.
28. K o h l l o f f e l L.U.L. A study of Basilar Membrane Vibrations, I-III.-Acoustica, 1972, vol.27(2), p.49-89.
29. W i l s o n J., J o h n s t o n e J.R. Basilar membrane and middle ear vibration in guinea-pig measured by capacitive probe.-J.Acoust.Soc.Am., 1975, vol.57, p.705-715.
30. N o r d m a r k J., G l a t t k e T.J., S c h u b e r t E.D. Waveform preservation in the cochlea.-J.Acoust.Soc. Am., 1969, vol.46, p.1587-1588.
31. T a s a k i I., D a v i s H., L e g o u i x J.-P. The space-time pattern of the cochlear microphonics (guinea-pig).-J.Acoust.Soc.Am., 1952, vol.24, p.502-519.
32. Z e r l i n S. Traveling-wave velocity in the Human Cochlea. - J.Acoust.Soc.Am., 1969, vol.46, N 4(2), p.1011.

B a b i c h V.M., N o v o s e l o v a S.M. On basilar membrane vibration in the mammalia cochlea.

The inner ear is considered as a hydrodynamic waveguide with slowly variable properties along its axis. The basilar membrane is interpreted as an anisotropic plate. A method similar to WKB-method is used for calculation of membrane's displacement. The results are illustrated by diagrams.