

УДК 534.756

БАЗИЛЯРНАЯ МЕМБРАНА КАК УПРУГАЯ ПЛАСТИНКА

С. М. Новоселов

Рассмотрена задача о статическом изгибе базилярной мембраны. Математической моделью служит бесконечно длинная тонкая упругая пластинка, ширина и толщина которой меняются медленно с изменением продольной координаты. Определена количественно механическая анизотропия базилярной мембраны. Рассмотрены нелинейные эффекты, возникающие при больших прогибах вследствие растяжения срединной поверхности и приводящие к расширению амплитудно-частотной характеристики. Дана оценка объемного смещения при малых нагрузках.

Название «базилярная мембрана» существует как биологический термин. Эксперименты Бекеша [1] с надрезами базилярной мембраны показали, что в состоянии покоя она не натянута; следовательно, при малой деформации работает не на растяжение, как мембрана, а на изгиб, как пластинка.

Соотношение между толщиной и шириной базилярной мембраны [2] позволяет отнести ее к классу тонких пластинок, а соотношение между длиной и шириной (порядка 100:1) дает возможность считать ее в каждой точке, кроме концов, бесконечно длинной полосой, поскольку прогиб в узкой длинной пластинке распространяется, за пределами приложения силы, лишь на расстояние, сравнимое с шириной пластинки [3, 4].

Учитывая, что толщина и ширина изменяются вдоль мембраны медленно, можно оценить их приращение на этом интервале и, если оно мало, считать эти параметры постоянными в окрестности любой точки мембраны. Распрявим мысленно спираль улитки и направим ось X вдоль ее длины, а ось Y — перпендикулярно ей в плоскости базилярной мембраны. Начало координат поместим у основания стремечка. Градиенты ширины и толщины оценим по данным Фернандеса для морской свинки [2] (фиг. 1, 2). Поскольку эти градиенты непостоянны в различных частях улитки, выделим три участка: базальный, от 0 до 5 мм от стремечка, средний, 5—15 мм, и верхушечный.

Прогиб базилярной мембраны под действием точечной силы, по Бекешу [1], ограничен кругом, который лишь у самого основания стремечка вытягивается в эллипс с отношением полуосей 2:1. Следовательно, если b — ширина мембраны, то расстояние Δx , на котором прогиб становится пренебрежимо малым, равно $b/2$ в средней и верхушечной частях улитки и b — у стремечка. Таким образом, нужно оценить изменение ширины и толщины на интервале $2\Delta x$.

Градиент ширины достигает максимального значения на расстоянии 3—4 мм от стремечка: здесь $\frac{\partial b}{\partial x} = 0,015$. Трапециевидальные пластинки

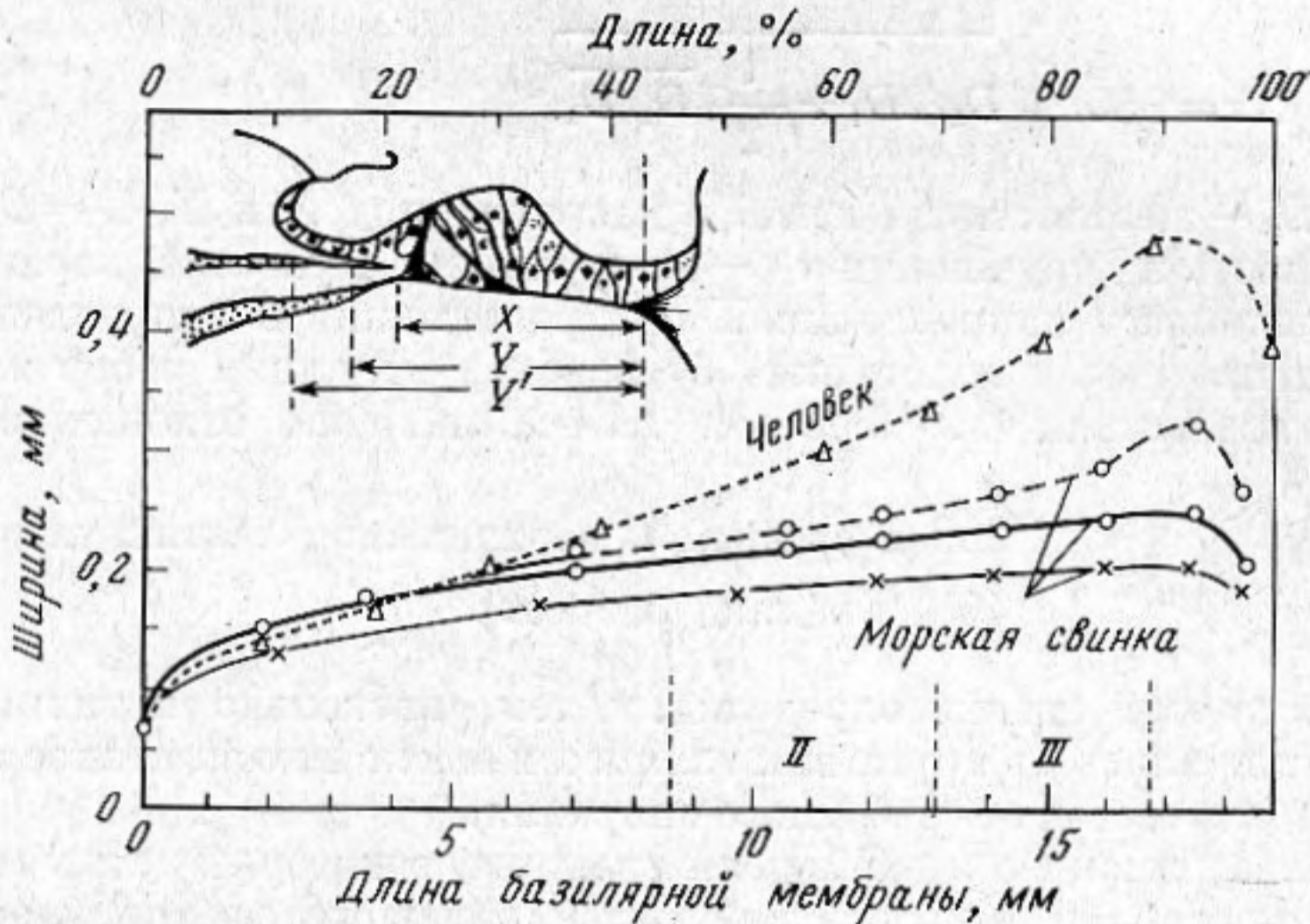
с малым углом наклона сторон Д. И. Вайнберг [3] рекомендует приводить к прямоугольным, вычисляя приведенную ширину по формуле: $b_{\text{расч}} = 2(2l_1 + l_2)l_1 / [3(l_1 + l_2)]$, где l_1 и l_2 — основания трапеции. Считая $l_1 = b$, находим $b_{\text{расч}} = 1,025$, а ширина в середине рассматриваемого участка длиной $2b$ составляет 1,015 b . Отсюда относительная погрешность определения ширины $\Delta b/b = 0,010$. В средней части $\partial b/\partial x = 0,006$, $2\Delta x = b$, откуда $\Delta b/b = 0,002$. У геликотремы градиент ширины еще меньше: 0,004, так

что $\Delta b/b=0,001$. Относительное приращение толщины можно определить по формуле $\Delta h/h=(\partial h/\partial x) \cdot 2\Delta x/h$. В базальном участке $\Delta h/h=0,75$, в среднем — 0,008, у геликотремы 0,045.

Если мы пренебрежем этими приращениями, то существенно знать, как это отразится на вычислении стрелки прогиба w_m под действием, например, равномерно распределенного давления p :

$$w_m = k \frac{pb^4}{Eh^3}.$$

Здесь E — модуль упругости Юнга и k — коэффициент, зависящий от граничных условий.



Фиг. 1

Вычисляя относительную погрешность $\Delta w_m/w_m=3\Delta h/h+4\Delta b/b$, получим для базальной части $\Delta w_m/w_m=0,27$, для средней части 0,03 и у вершины — 0,14. При действии точечной силы стрелка прогиба пропорциональна второй степени ширины, так что погрешности будут меньше. Реальная звуковая нагрузка представляет собой промежуточный случай.

Необходимо определить граничные условия на длинных краях полосы. Наружный край базилярной мембраны прикреплен к костной стенке спиральной связкой, поперечное сечение которой, характеризующее степень жесткости закрепления, изменяется вдоль длины улитки, убывая в сторону геликотремы; внутренний край соединен с упругой костяной пластинкой. Можно интерпретировать эти условия как закрепление в упругой раме с переменной вдоль длины рамы упругостью. Расчет такой системы требует измерения неизвестных нам параметров. Для приближенной оценки заменим эти граничные условия свободным опиранием краев, когда угол поворота пластинки вокруг линии закрепления может быть любым, а вертикальное смещение и изгибающие моменты на краях равны нулю: $w=\partial^2 w/\partial y^2=0$ при $y=0$ и $y=b$. С помощью этой модели можно сделать приближенную оценку некоторых упругостных параметров базилярной мембраны. Прежде всего надо установить, является ли она изотропной структурой.

Данные субмикроскопического исследования базилярной мембраны показывают, что опорный слой ее состоит из протеиновых волокон и нитей, погруженных в слой бесклеточного вещества и уложенных в строго поперечном направлении. Поиски продольных волокон оказались безрезультатными. Юрато отмечает некоторое противоречие между субмикроскопическим строением базилярной мембраны и существующим мнением об ее изотропности [5].

Известно, что Бекеши пришел к выводу об изотропности базилярной мембраны на основании круглой, симметричной границы ее прогиба под давлением волоска [1]. Однако для изотропных пластинок такая форма прогиба осуществляется лишь тогда, когда и силы сопротивления опор распределены равномерно по кругу, или когда опоры находятся далеко. В узких и длинных изотропных пластинках прогиб на центральной линии становится малым на расстоянии $\Delta x \cong 1,5b$ для свободно опертых краев (что соответствует границе в виде эллипса с отношением полуосей 3:1) и $\Delta x \cong b$ для жесткого закрепления [6].

Для анизотропной свободно опертой пластинки расстояние Δx определяется отношением жесткостей [4]

$$\Delta x = 1,5b / \sqrt{D_3/2D_1 + \frac{1}{2}\sqrt{D_2/D_1}},$$

где D_1 и D_2 — жесткости на изгиб в направлениях X и Y , $D_3 = D_1\nu_{21} + 2D_k$; D_k — жесткость на кручение и ν_{21} — коэффициент Пуассона, характеризующий сокращение в направлении X при растяжении в направлении Y .

Если анизотропия пластинки обусловлена наличием ребер жесткости, $D_3 = D_1$ и, подставляя $\Delta x = b/2$ или $\Delta x = b$, находим отношение жесткостей:

$$D_1/D_2 \cong \begin{cases} 1/289 & \text{в средней и вершечной частях улитки,} \\ 1/49 & \text{вблизи базиса.} \end{cases}$$

Погрешность этой оценки определяется тем, насколько истинная форма прогиба отличалась от круга или эллипса и насколько истинное закрепление краев отличается от свободного опирания.

Оценим с помощью этой модели границы, в которых связь между амплитудой прогиба и действующей силой описывается линейной зависимостью. Будем считать, что края базилярной мембраны могут свободно поворачиваться вокруг линии закрепления, но не могут сближаться. Тогда при изгибе пластинка находится под совместным действием изгибающих и растягивающих напряжений. Момент растягивающей силы в каждой точке пропорционален вертикальному смещению w , тогда как изгибающие моменты пропорциональны кривизне поверхности $\frac{\partial^2 w}{\partial y^2}$, поэтому

при очень малых прогибах растягивающей силой можно пренебречь, и равновесие изогнутой пластинки описывается уравнением

$$D_1 \frac{\partial^4 w}{\partial x^4} + 2D_3 \frac{\partial^4 w}{\partial x^2 \partial y^2} + D_2 \frac{\partial^4 w}{\partial y^4} = p(x, y).$$

При постоянном равномерно распределенном давлении зависимость от координаты x исчезает:

$$D_2 \frac{\partial^4 w}{\partial y^4} = p.$$

Решение этого уравнения дает связь между максимальной величиной прогиба и давлением:

$$(1) \quad w_m = k \frac{pb^4}{Eh^3}.$$

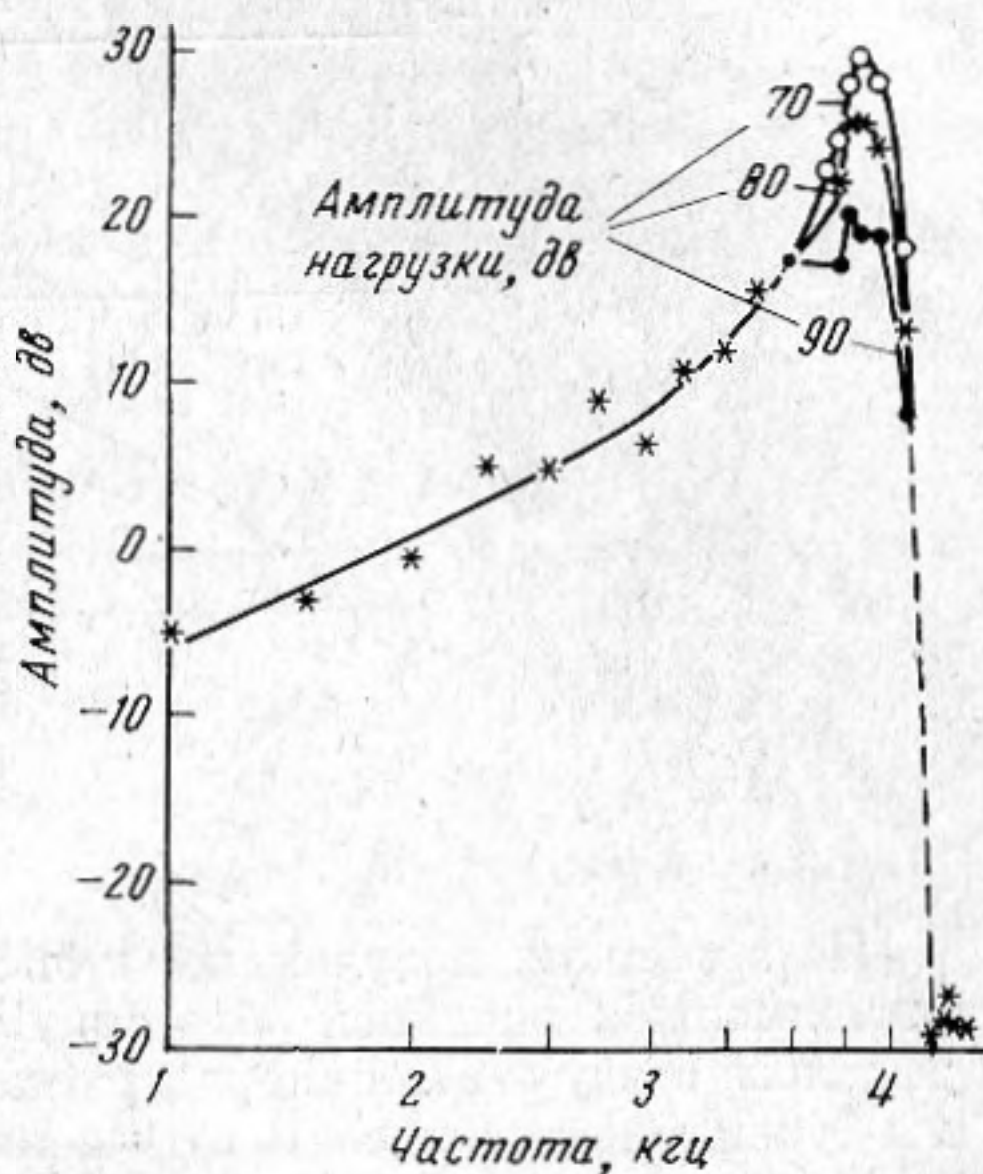
Если учесть силы продольного натяжения, то зависимость между стрелкой прогиба и давлением будет

$$(2) \quad w_m \left[1 + 0,58 \left(\frac{w_m}{h} \right)^2 \right] = k \frac{pb^4}{Eh^3}.$$

Второй член в квадратных скобках быстро изменяется. При малых w_m/h это величина второго порядка малости, которой можно пренебречь, и формула приводится к виду (1). При больших w_m/h стрелка прогиба становится пропорциональной уже не первой степени давления, а кубическому корню из него, т. е. растет очень медленно с ростом давления. Если измерять стрелку прогиба с точностью до 15% ее величины, нелинейный член пужно учитывать уже при $w_m = h/2$. Чтобы выяснить, каким уравнением (линейным или кубическим) описывается зависимость амплитуды прогиба от давления, необходимо сопоставить амплитуду с толщиной базилярной мембраны. Численных данных об этих параметрах опубликовано мало.



Фиг. 2



Фиг. 3

Толщина базилярной мембраны измерялась Фернандесом ([2], фиг. 2) и Юрато [7]. По данным Фернандеса, толщина базилярной мембраны морской свинки изменяется вдоль оси X от 1,3 до 7,4 мкм (фиг. 2). По данным Юрато, эта толщина у крысы в трех срезах колеблется в интервале 1–10 мкм (причем она непостоянна в поперечном направлении).

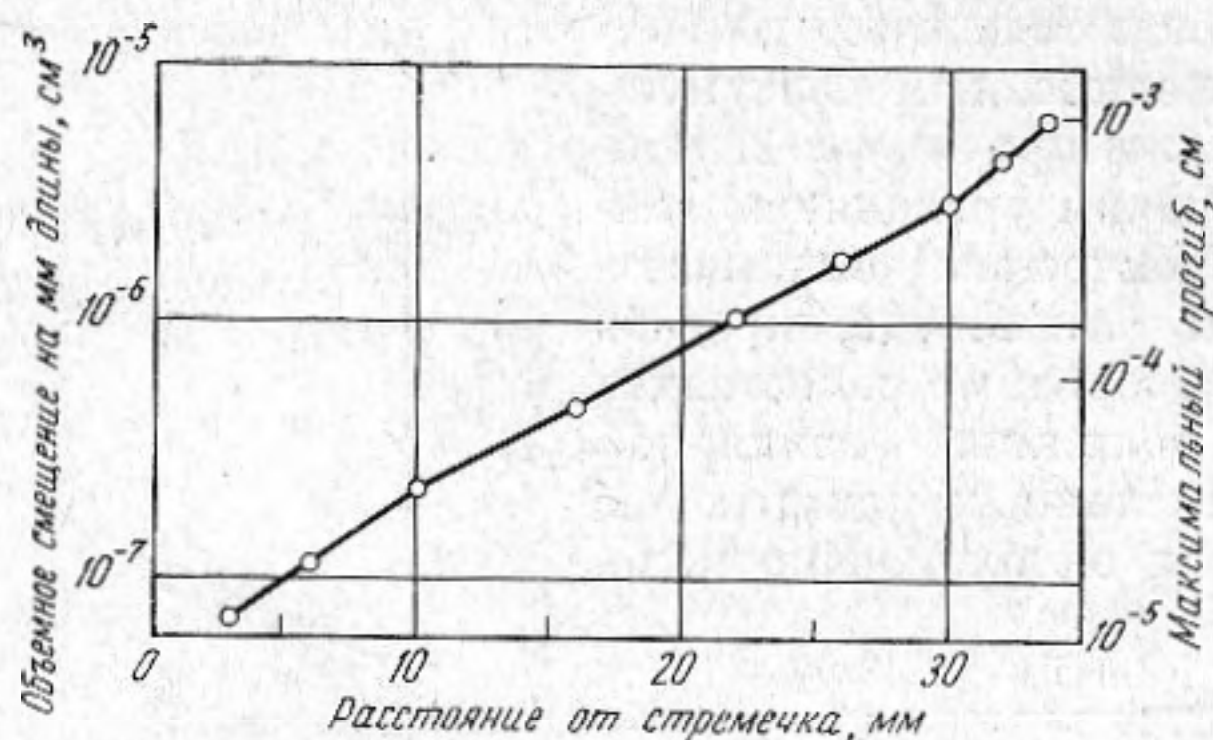
Амплитуды прогибов базилярной мембраны измерялись под микроскопом Бекеша [1, 8] и, позднее, методом мессбауэровского эффекта Джонстоном и Бойлем [9] и Роде [10]. По Бекеша [8], колебания базилярной мембраны человека в интервале 100 — 1500 гц на болевом пороге имеют амплитуду порядка 3 мкм. Джонстон и Бойль определили максимальную амплитуду смещения базального участка мембраны морской свинки равной 0,6 мкм на частоте 18 кГц при интенсивности звуков 90 дБ над порогом слышимости. По данным Роде, амплитуда колебаний участка мембраны мартышки, резонирующего на частотах 7–8 кГц, изменяется в пределах 0,002–1 мкм при интенсивности звука 60–130 дБ над порогом.

Сопоставление всех этих данных показывает, что при слабой и средней интенсивностях звука прогибы базилярной мембраны можно считать малыми и соотношение между стрелкой прогиба и давлением описывать линейной зависимостью (1).

Когда интенсивность звука приближается к болевому порогу, прогибы становятся соизмеримыми с толщиной мембраны, а растяжения срединной поверхности — существенными. Связь между стрелкой прогиба и давлением становится нелинейной. Этот эффект можно непосредственно наблюдать в эксперименте Роде [10], фиг. 3.

При измерении амплитудно-частотной характеристики наибольшие амплитуды имеют место на резонансной частоте. Если увеличивать интенсивность сигнала, то с возрастанием w_m роль второго слагаемого в формуле (2) возрастает, так что в целом стрелка прогиба растет с увеличением давления медленнее, чем при линейной зависимости. По бокам от резонан-

са амплитуды малы, и здесь зависимость w_m от p линейна; на резонансе зависимость стрелки прогиба от давления тем ближе к кубическому корню из давления, чем больше давление. Поэтому происходит сглаживание вершины с возрастанием интенсивности сигнала.



Фиг. 4

По графикам, полученным при больших нагрузках, можно рассчитать зависимость в линейной области. Поскольку на графиках Бекеша откладывалось сразу отношение w_m/p (которое считалось линейной величиной), мы будем использовать это отношение и отмечать его индексом l в тех случаях, когда зависимость заведомо линейна. Введем для краткости обозначения $\zeta = w_m/h$ и $\lambda = 0,58$. Тогда формулы (2) и (3) примут вид

$$\left(\frac{w_m}{p}\right)_l = \frac{kb^4}{Eh^3}, \quad \frac{w_m}{p}(1+\lambda\zeta^2) = \frac{kb^4}{Eh^3}.$$

Если рассматривается одна и та же точка мембраны, то параметры h , b , E и k тождественны, правые части уравнений равны и, следовательно,

$$(3) \quad \left(\frac{w_m}{p}\right)_l = \frac{w_m}{p}(1+\lambda\zeta^2).$$

Рассмотрим приведенный Бекеша график зависимости отношения объемного смещения к давлению от расстояния вдоль улитки (фиг. 4). Пояснения в тексте работы [1] говорят, что стрелка прогиба при измерениях у геликотремы принималась равной 10 μ . По мере приближения к базальному концу амплитуду давления приходилось уменьшать, так как иначе происходили разрывы мембраны в более тонкой апикальной части. Отношение прогиба к давлению, выраженному в $г/см^2$, откладывалось на графике. Толщина базилярной мембраны человека неизвестна, но из соображений подобия можно считать, что она не более чем вдвое превосходит ту величину у морской свинки, равную 1,3 μ вблизи геликотремы. Если приравнять $h=2,5 \mu$, то отношение $(w_m/p)_l$ будет в 10 раз больше измеренного w_m/p ; если $h=1,5 \mu$, то в 27 раз. Вблизи стремечка прогибы w_m выбирались малыми, а толщина здесь возрастает впятеро, так что измеренная зависимость между w_m и p была линейной. Таким образом, в целом на участке объемное смещение при малых прогибах изменяется не в 100, а в 1000—3000 раз или более.

Нелинейное поведение базилярной мембраны при больших амплитудах прогиба может в какой-то мере объяснить расхождение между широкими низкодобротными амплитудно-частотными характеристиками Бекеша и значительно более острыми кривыми, полученными путем применения техники Мессбауэра [9, 10].

К сожалению, Бекеш не учитывает абсолютных значений прогибов, при которых он определял амплитудно-частотные характеристики. Есть только косвенные указания [8] о том, что они были велики, за пределами болевого порога, т. е. прогибы при максимуме амплитуды были больше 3 μ . График зависимости резонансной частоты от амплитуды, приведенный в работе [1], косвенно указывает на то, что при этих измерениях использовались амплитуды до 30 μ . Есть все основания полагать, что измерения амплитудно-частотной характеристики проводились в нелинейной области.

Прогиб колеблющейся под действием синусоидального сигнала пластинки можно представить в виде произведения функций

$$W = U(x, y) \sin \omega t,$$

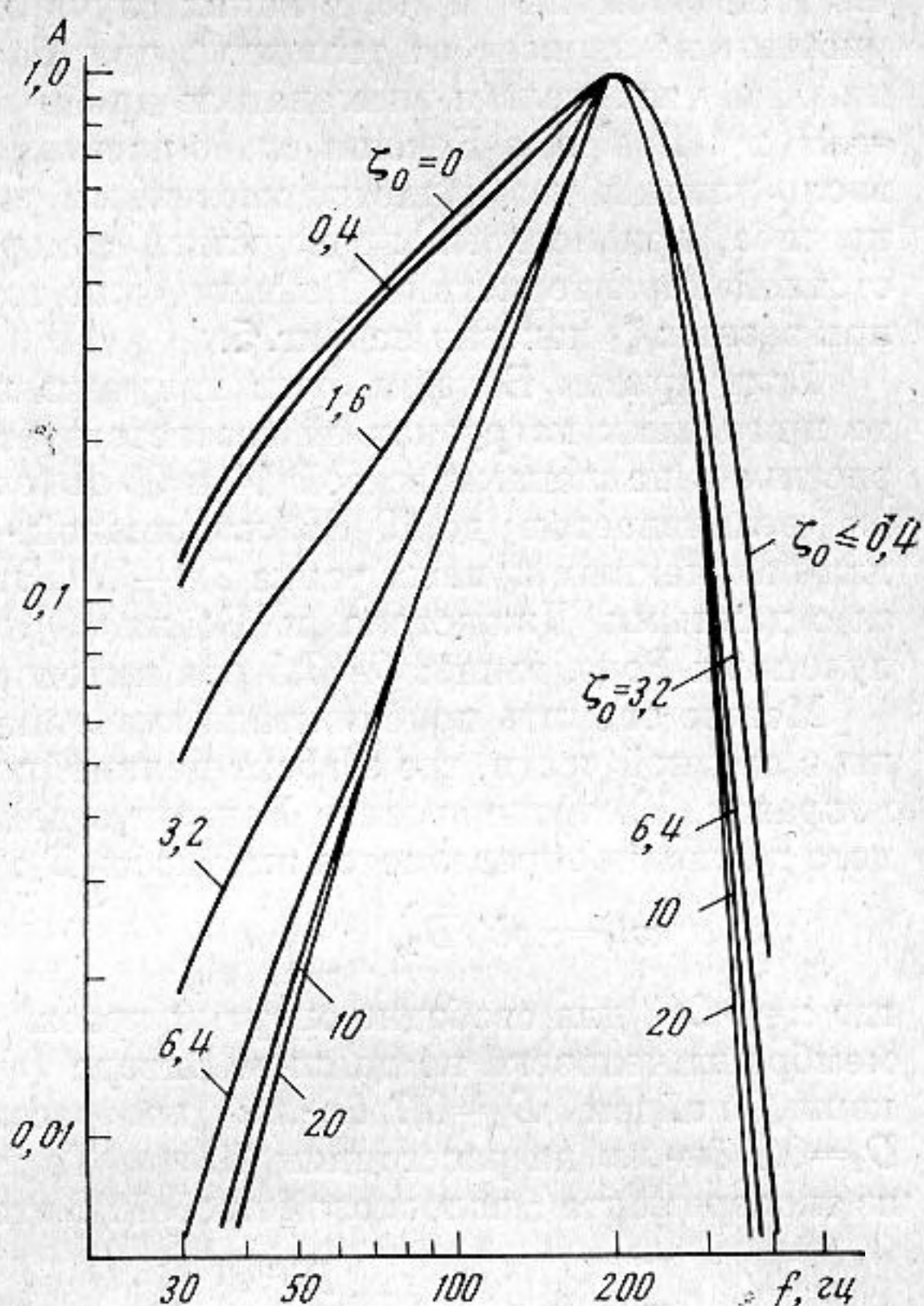
где $U(x, y)$ — функция, удовлетворяющая граничным условиям и представляющая приближенно форму изогнутой поверхности колеблющейся пластинки. В некоторых задачах теории упругости [11] в качестве первого приближения для функции $U(x, y)$ рекомендуется использовать выражение, пропорциональное статическому прогибу пластинки $w(x, y)$ под действием равномерно распределенной нагрузки с теми же условиями закрепления края. Такая замена формы изогнутой поверхности эквивалентна замене рассматриваемой пластинки другой, более жесткой [5]. С возрастанием жесткости прогибы уменьшаются и, следовательно, эффект нелинейности будет выражен слабее. Уменьшение эффекта нелинейности при указанной замене происходит потому, что сложная неразвертывающаяся изогнутая поверхность заменяется развертывающейся цилиндрической поверхностью прогиба под действием равномерно распределенной нагрузки.

Амплитудно-частотные характеристики, полученные Бекеш [1], имеют приблизительно одну и ту же форму, поэтому рассмотрим какую-нибудь одну из них, например в точке, резонирующей на частоту 200 $гц$. Амплитуды $A(\omega)$, отложенные на графике Бекеш [1], представляют собой отношение измеренной амплитуды прогиба $w(\omega)$ к амплитуде прогиба $w(\omega_0)$ на резонансной частоте: $A(\omega) = w(\omega)/w(\omega_0)$. Введем обозначение $w(\omega_0)/h = \zeta_0$. Тогда

$$\left(\frac{w(\omega)}{p} \right)_i = \frac{A(\omega) w(\omega_0)}{p} [1 + \lambda \zeta_0^2 A^2(\omega)],$$

а относительная амплитудно-частотная характеристика для малых прогибов будет

$$A(\omega)_i = \left(\frac{w(\omega)}{w(\omega_0)} \right)_i = A(\omega) \frac{1 + \lambda \zeta_0^2 A^2(\omega)}{1 + \lambda \zeta_0^2}$$



Фиг. 5

Из этой формулы видно, в каких случаях амплитудно-частотные характеристики не зависят от толщины: при больших ζ_0 вблизи резонанса единицей в числителе и знаменателе дроби можно пренебречь, тогда $A(\omega) \approx A^3(\omega)$. Графики Бекеша слабо зависят от толщины, т. е. от расстояния вдоль улитки, что является косвенным указанием на большие амплитуды прогиба, при которых проводились измерения. Пересчет амплитудно-частотной характеристики Бекеша (для точки, резонирующей на 200 *гц*) при разных ζ_0 показан на фиг. 5.

Если кривая Бекеша была получена при отношении $\zeta_0 = w(\omega_0)/h = 6,4$, то при малых нагрузках ей соответствует амплитудно-частотная характеристика с наклонами ветвей 14 и 90 *дБ/окт*. При $\zeta_0 = 20$ наклон левой ветви увеличивается до 19 *дБ/окт*, правой — до 115 *дБ/окт*. Добротность Q для полученных кривых равна 2,5—3,0. Эти результаты хорошо согласуются с данными Джонстона и Бойля [9]. Добротность характеристик, полученных Роде, выше: $Q = 3,5$ при интенсивности 90 *дБ* и $Q = 7$ при 70 *дБ*.

Можно оценить приближенно значение жесткостей базилярной мембраны в средней части, где эффект нелинейности не вносит слишком больших поправок. Из эксперимента Бекеша с действием равномерно распределенного давления определяется жесткость D_2 :

$$w_m = \alpha p b^4 / D_2,$$

где $\alpha = 0,013$ для свободно опертых краев. Определяя ширину b базилярной мембраны человека по данным Вивера (фиг. 1) и отношение w_m/p по Бекеша, найдем $D_2 = 0,7$ *дн·мм* на расстоянии 10 *мм* от стремечка и $D_2 = 0,8$ *дн·мм* на расстоянии 20 *мм*. Те же величины можно рассчитать из эксперимента с волосковой пробой. В этом случае

$$w_m = \beta \frac{P b^2}{D_2 \sqrt{D_1/2D_2} + \frac{1}{2} \sqrt{D_1/D_2}}$$

где $\beta = 0,017$ для свободного опирания и P — точечная сила. Считая, что при $x = 10$ *мм* $D_1/D_2 = 1/49$ и при $x = 20$ *мм* $D_1/D_2 = 1/289$, получим соответственно $D_2 = 4,1$ *дн·мм* в первой точке и $D_2 = 1,2$ *дн·мм* во второй.

Автор благодарит В. С. Шуплякова и В. С. Буслаева за обсуждение задачи и ценные советы.

ЛИТЕРАТУРА

1. G. Bekesy. Experiments in Hearing. New York e. a., McGraw — Hill Book Company, 1960.
2. C. Fernandez. Dimensions of the cochlear, JASA, 1952, 34, 5, 519—523.
3. Д. И. Вайнберг, Е. Д. Вайнберг. Пластины, диски, балки-стенки. Киев, Госстройиздат, 1959.
4. С. Г. Лехницкий. Анизотропные пластинки, М., Гостехиздат, 1957.
5. S. Iurato. Submicroscopic Structure of the inner ear. N. Y., Oxford e. a., Pergamon Press, 1967.
6. А. С. Калманок. Расчет пластинок, М., Госстройиздат, 1959.
7. S. Iurato. Submicroscopic structure of membranous labyrinth. Z. Zellforsch. und Mikroskopische anatomie, 1962, 56, 40—96.
8. G. Bekesy. Direct observation of the vibrations of the cochlear partition under microscope, Acta Oto-Laryngol, 1952, 42, 197—201.
9. B. M. Johnstone, A. J. F. Boyle. Basilar Membrane Vibration Examined with Mössbauer Technique, Science, 1967, 158, 3799, 389—390.
10. W. S. Rhode. Observations of the Vibration of the Basilar Membrane in Squirrel monkeys using the Mössbauer Technique. JASA, 1971, 49, 4 (2), 1218—1231.
11. П. М. Огибалов. Изгиб, устойчивость и колебания пластинок, Изд-во МГУ, 1958.

Институт физиологии
им. И. П. Павлова
Академии наук СССР

Поступила
15 апреля 1972 г.
После переработки
3 сентября 1973 г.