С. М. Новоселова

О СИСТЕМЕ СВЯЗАННЫХ РЕЗОНАТОРОВ В УЛИТКЕ УХА

Введение

Несмотря на то, что улитка уха интенсивно изучается со времен Г. Л. Ф. Гельмгольца [1], механизм преобразования акустических сигналов в нервные импульсы остается загадкой до настоящих дней. По мере развития экспериментальной техники выявляются все новые и подчас неожиданные свойства этой микросистемы, вынуждающие пересматривать уже сложившиеся теории на новом уровне.

В настоящее время в литературе активно обсуждаются функции наружных волосковых клеток (OHC, Outer Hair Cells). Когда-то они считались (наряду с внутренними волосковыми клетками) слуховыми рецепторами, преобразующими механические колебания в электрические разряды. В начале 80-х было замечено, что травма OHC в процессе измерения колебаний базилярной мембраны приводит к снижению частотной избирательности мембраны [2, 3]. Было отмечено, что, в отличие от внутренних волосковых клеток, OHC иннервируются преимущественно ($\sim 80\%$) центробежными нервными волокнами, передающими информацию из центральной нервной системы на периферию, следовательно, они едва ли могут выполнять функции рецепторов. К этому же периоду относится открытие отоакустической эмиссии: оказалось, что уши людей и других высших позвоночных с хорошим слухом обладают способностью излучать слабые звуковые сигналы [4, 5]. Было естественно связать и отоакустическую эмиссию, и изменения частотной избирательности с активностью живых OHC.

Изучение изолированных из улитки наружных волосковых клеток выявило их способность осциллировать в акустическом и электрическом полях с частотой поля [6]. При этом меняется длина и радиус клетки при сохранении постоянного объема. Осцилляции в электрическом поле объясняются электрическим зарядом, распределенным по цилиндрической поверхности клетки [7].

Выявлен и другой, медленный, тип движения этих клеток, получивший название "turgor", когда клетка медленно разбухает в объеме, приближаясь к шарообразной форме, или, наоборот, медленно вытягивается в длину с заметным уменьшением объема и внутриклеточного давления [8].

Наиболее популярной современной гипотезой, объясняющей осцилляции наружных волосковых клеток (и оставляющей в стороне медленные движения) являются модели активной улитки. В основе гипотезы лежит допущение, что OHC обладают способностью генерировать силу, и их активность включается с помощью цепочки обратной связи таким образом, что активизируется только участок в центре пика амплитуды, обостряя этот пик. Модели активной улитки включают целый ряд промежуточных звеньев, нуждающихся в дополнительных гипотезах. Критику этого направления можно найти, например, в работах [9, 10].

Ниже рассматривается более простая и естественная модель, объясняющая вышеперечисленные и многие другие экспериментальные наблюдения с позиций теории колебания систем со многими степенями свободы. Предварительная полуинтуитивная версия этой модели с приложением к многочисленным экспериментальным данным была опубликована ранее [11].

1. Постановка задачи

Улитка внутреннего уха представляет собой волновод разделенный продольно упругой перегородкой с медленно и монотонно меняющейся жесткостью и массой сечения. Гидромеханические ВКБ-модели улитки (например, 12, 13) хорошо объясняют и аппроксимируют экспериментальные данные в линейном приближении. Модель с неоднородным поперечным сечением [13, 14] обладает достаточными ресурсами чтобы с большим запасом воспроизвести острую частотную избирательность самых тонких на сегодняшний день экспериментов.

В этих моделях перегородка улитки аппроксимировалась одной плоской упругой анизотропной пластинкой. Чтобы исследовать нелинейные явления, обусловленные присутствием в улитке волосковых клеток, необходимо ввести в модель более сложное поперечное сечение.

Реальная улитка устроена настолько сложно, что без грубой и во многом наугад сделанной аппроксимации ее невозможно воспроизвести даже в самом подробном атласе. Рис. 1 представляет собой одну из таких аппроксимаций, заимствованную из гистологической работы [15]. Анизотропная пластинка – базилярная мембрана – несет на себе клетки Кортиева органа, среди которых находятся ряды ОНС, расположенные вдоль средней линии базилярной мембраны. На верхушках ОНС располагаются пучки волосков, самые длинные из которых – стереоциллии – прикреплены к наружному краю текториальной мембраны.

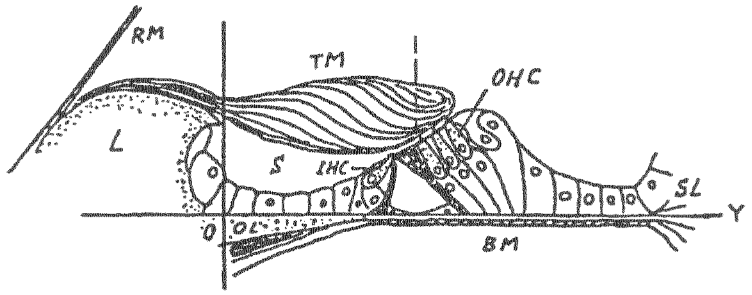

Рис. 1. Поперечное сечение среднего канала улитки млекопитающих по A. Kronester-Frei [15].
BM – базилярная мембрана; *RM* – мембрана Рейсснера; *TM* – текториальная мембрана; *OHC* и *IHC* – наружные и внутренние волосковые клетки; *L* – лимб; *S* – сулькус (канал, заполненный эндолимфой); *OL* – костяная пластинка; *SL* – спиральная связка.

В работе [11] показано, что текториальную мембрану можно аппроксимировать плоской тонкой анизотропной пластинкой, один из длинных краев которой оперт на неподвижный лимб, а другой покоится на верхушках волосковых клеток. При этом гравитационная сила уравновешивается гидростатистическим давлением жидкости в улитке.

В цилиндрических стенках наружных волосковых клеток обнаружены спиральные волокна, образующие цитоскелет клетки.

Спиральная пружина и масса клетки образуют резонансную систему. В экспериментах с изолированными волосковыми клетками установлено, что резонансные частоты клеток приблизительно совпадают с резонансными частотами сечений, из которых эти клетки взяты [16, 17].

Таким образом, моделью улитковой перегородки может служить система из двух тонких анизотропных пластинок, соединенных рядом пружин, то есть система связанных резонаторов (Рис. 2).

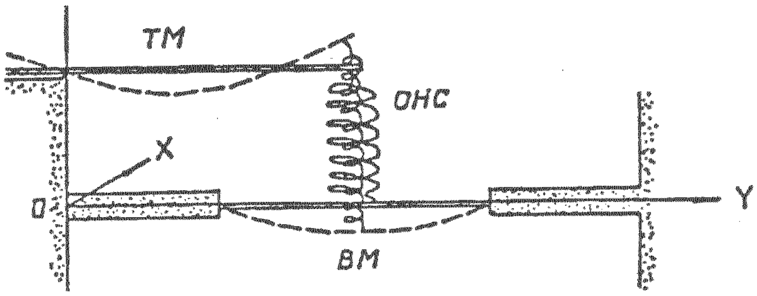

Рис. 2. Модель поперечного сечения улитковой перегородки. TM и BM – пластинки, моделирующие текториальную и базилярную мембраны соответственно; OHC – пружинка, изображающая наружную волосковую клетку кортиева органа.

Введем декартову систему координат. Направим ось X вдоль выпрямленной спирали улитки, и поместим начало координат в плоскости какого-либо сечения $x = x_0$, как показано на чертеже (Рис. 2).

Будем считать, что медленным изменением свойств улитки вдоль оси X в данном нулевом приближении можно пренебречь. Тогда свободные колебания поперечного сечения каждой из пластинок удовлетворяют уравнению:

$$D_i \frac{\partial^4 U_i}{\partial y^4} + \mu_i \frac{\partial^2 U_i}{\partial t^2} = 0, \quad i = \tau, \beta, \tag{1.1}$$

где U_i – это нормальное смещение каждой из пластин, D_i и μ_i – жесткость на изгиб и поверхностная плотность. Индексы β и

τ указывают на базилярную или текториальную мембраны соответственно. Силы трения опущены без потери общности, их можно вписать позднее.

Граничные условия для сечения нижней пластинки – базилярной мембраны – определим по сложившейся традиции как шарнирно закрепленные края:

$$\begin{aligned} U_\beta(y_0) &= \frac{\partial^2 U_\beta(y_0)}{\partial y^2} = 0, \\ U_\beta(y_0+b) &= \frac{\partial^2 U_\beta(y_0+b)}{\partial y^2} = 0. \end{aligned} \tag{1.2}$$

Здесь $y = y_0(x)$ и $y = y_0(x) + b(x)$ – линии закрепления длинных краев базилярной мембраны, $b(x)$ – ее ширина.

Внутренний (левый на чертеже) длинный край верхней пластинки – текториальной мембраны – свободно оперт:

$$U_\tau(0) = \frac{\partial^2 U_\tau}{\partial y^2} = 0. \tag{1.3}$$

Наружный край текториальной мембраны шарнирно прикреплен к ряду пружинок, следовательно, перерезывающая сила $Q_\tau(\eta, t)$ на внешнем краю пластинки $y = \eta(x)$ равна восстанавливающей силе $F(t)$ пружинки, отнесенной к единице длины базилярной мембраны:

$$Q_\tau(\eta, t) = D_\tau \frac{\partial^3 U_\tau(\eta, t)}{\partial y^3} = \frac{F(t)}{\Delta x}. \tag{1.4}$$

Здесь Δx – расстояние между соседними волосковыми клетками вдоль длины улитки.

Четвертое граничное условие для текториальной мембраны определяется зависимостью между изгибающим моментом M_τ и перерезывающей силой:

$$M_\tau(\eta) = D_\tau \frac{\partial^2 U_\tau(\eta)}{\partial y^2} = Q_\tau(\eta) \cdot \eta. \tag{1.5}$$

Восставнавливающая сила пружины $F(t)$ пропорциональна разности нормальных смещений двух пластинок в плоскости $y = \eta$:

$$F(t) = S(U_\tau - U_\beta) + m \frac{\partial^2 (U_\tau - U_\beta)}{\partial t^2}\bigg|_{y=\eta}. \tag{1.6}$$

Здесь S и m означают жесткость и массу волосковой клетки.

Сопротивление пружинок воздействует и на базилярную мембрану, вызывая разрыв перерезывающей силы вдоль линии волосковых клеток:

$$Q_\beta(\eta+0) - Q_\beta(\eta-0) = -\frac{F}{\Delta x}. \qquad (1.7)$$

2. Решение

Решение системы (1.1)–(1.7) строится с помощью классического метода Фурье. Допустим, что смещения U_τ и U_β являются произведениями функций, зависящих только от одной из двух независимых переменных:

$$U_i(y,t) = W_i(y)\cdot T(t), \quad i = \tau, \beta. \qquad (2.1)$$

Подстановка этого выражения в уравнение (1.1) дает равенство, в котором левая часть зависит только от координаты, а правая только от времени, так что обе являются константами относительно этих двух переменных:

$$\frac{D_i}{\mu_i}\,\frac{W_i''''(y)}{W_i(y)} = -\frac{T''(t)}{T(t)} = \mathrm{const}\,. \qquad (2.2)$$

Обозначим эту константу через ω_0^2 и определим функцию времени $T(t)$:

$$\omega_0^2 = -\frac{T''(t)}{T(t)} \Longrightarrow T(t) = e^{i\omega_0 t}. \qquad (2.3)$$

Из выражения (2.3) следует, что формально введенная константа ω_0 является общей собственной частотой сечения, или, как ее принято называть, нормальной частотой связанной системы.

Далее, подставляя (2.1) в уравнение (1.5), находим:

$$F(t) = (S - m\omega_0^2)(W_\tau - W_\beta)\big|_{y=\eta}\cdot T(t). \qquad (2.4)$$

Обозначим через k_i^4 отношение, стоящее в левой части уравнений (2.2):

$$\frac{W_i''''(y)}{W_i(y)} = k_i^4. \qquad (2.5)$$

Классическое решение этого уравнения состоит из тригонометрических и гиперболических функций:

$$W_i = a_{1i}\sin k_i y + a_{2i}\cos k_i y + a_{3i}\mathrm{sh}\, k_i y + a_{4i}\mathrm{ch}\, k_i y, \qquad (2.6)$$

где a_{ji} $(j = 1, 2, 3, 4)$ – неопределенные коэффициенты.

Граничные условия (1.3) и (1.5) определяют собственную функцию верхней пластинки – текториальной мембраны:

$$W_\tau(y) = a_{1\tau}\left(\sin k_\tau y + \frac{\sin\lambda_\tau - \lambda_\tau\cos\lambda_\tau}{\operatorname{sh}\lambda_\tau - \lambda_\tau\operatorname{ch}\lambda_\tau}\operatorname{sh}k_\tau y\right), \tag{2.7}$$

$$\lambda_\tau = k_\tau\eta. \tag{2.8}$$

Волновое число k_τ определяется из уравнений (2.2), (2.3) и (2.5):

$$k_\tau^4 = \frac{\mu_\tau}{D_\tau}\omega_0^2 \tag{2.9}$$

Рассмотрим нижнюю пластинку. Обозначим часть решения влево от линии разрыва его третьей производной через W_l, а решение для правой половины через W_r. Подставляя выражение (2.6) в граничные условия (1.2) получим:

$$\begin{aligned} W_l &= a_{1l}\sin k_\beta(y-y_0) + a_{3l}\operatorname{sh}k_\beta(y-y_0) \\ W_r &= a_{1r}\sin k_\beta(y_0+b-y) + a_{3r}\operatorname{sh}k_\beta(y_0+b-y). \end{aligned} \tag{2.10}$$

Условия непреывности решения $W_\beta(y)$ и его производных $\frac{\partial W_\beta}{\partial y}$ и $\frac{\partial^2 W_\beta}{\partial y^2}$ в точке $y = \eta$ позволяют определить три из четырех неопределенных коэффициентов уравнения (2.10).

Без потери общности можно положить:

$$\eta = b, \quad y_0 = \eta/2. \tag{2.11}$$

Условия (2.11) приближенно выполняются в улитках млекопитающих и заметно упрощают выкладки. В этом случае:

$$a_{1r} = a_{1l}, \quad a_{3r} = a_{3l}, \quad a_{3l} = -a_{1l}\frac{\cos\lambda_\beta}{\operatorname{ch}\lambda_\beta},$$

где

$$\lambda_\beta = \frac{k_\beta b}{2}, \qquad k_\beta^4 = \frac{\mu_\beta}{D_\beta}\omega_0^2. \tag{2.12}$$

Подставляя эти выражения в (2.10), найдем:

$$W_\beta(y) = a_{1\beta}\begin{cases} \sin k_\beta(y-y_0) - \frac{\cos\lambda_\beta}{\operatorname{ch}\lambda_\beta}\operatorname{sh}k_\beta(y-y_0), \\ \qquad\text{если}\quad y_0 \leqslant y \leqslant \eta \\ \sin k_\beta(y_0+b-y) - \frac{\cos\lambda_\beta}{\operatorname{ch}\lambda_\beta}\operatorname{sh}k_\beta(y_0+b-y), \\ \qquad\text{если}\quad \eta \leqslant y \leqslant y_0+b. \end{cases} \tag{2.13}$$

Рассмотрим перерезывающие силы Q_τ и Q_β, опуская фактор времени $e^{i\omega t}$:

$$Q_\tau = D_\tau W_\tau''' = \frac{S - m\omega_0^2}{\Delta x}(W_\tau - W_\beta)\big|_{y=\eta}$$

$$Q_\beta(\eta+0) - Q_\beta(\eta-0) = \pm D_\beta(W_r''' - W_l''') = \qquad (2.14)$$

$$= \frac{S - m\omega_0^2}{\Delta x}(W_\beta - W_\tau)\big|_{y=\eta}.$$

Двойной знак в последнем выражении указывает на возможность синфазных и противофазных колебаний двух пластин; формально он возникает из равных возможностей написать $W_r''' - W_l'''$ или $W_l''' - W_r'''$.

Введем обозначения:

$$w_\tau = W_\tau / a_{1\tau},$$
$$w_\beta = W_\beta / a_{1\beta}$$

Подставляя выражения (2.7) и (2.13) в (2.14), получим систему:

$$\begin{aligned} &a_{1\tau}\{Q_t(\eta) - w_\tau(\eta)q\} + a_{1\beta}\{qw_\beta(\eta)\} = 0 \\ &a_{1\tau}w_\tau(\eta)q + a_{1\beta}\{\pm\Delta Q_\beta - qw_\beta(\eta)\} = 0, \end{aligned} \qquad (2.15)$$

где

$$q = \frac{S - m\omega_0^2}{\Delta x} = \frac{m}{\Delta x}(\omega_c^2 - \omega_0^2), \quad \Delta Q_\beta = 4D_\beta k_\beta^3 \cos\lambda_\beta. \qquad (2.16)$$

Здесь $\omega_c^2 = S/m$ – это парциальная собственная частота изолированной из системы наружной волосковой клетки.

Решая систему (2.15) найдем:

$$\begin{aligned} \omega_0^2 =& \omega_c^2 \pm \frac{\Delta x}{m}\,\frac{Q_\tau \Delta Q_\beta}{w_\beta Q_\tau \pm w_\tau \Delta Q_\beta}\bigg|_{y=\eta}, \\ a_{1\tau} =& a_{1\beta}\frac{qw_\beta \mp \Delta Q_\beta}{qw_\tau}\bigg|_{y=\eta}. \end{aligned} \qquad (2.17)$$

Преобразуем первое из уравнений (2.17), подставляя выражения (2.7), (2.13), (2.14) и (2.16):

$$\omega_+^2 = \omega_c^2 + \frac{\Delta x}{m}\,\frac{1}{r_\beta^+ + r_\tau^+}, \quad \omega_-^2 = \omega_c^2 - \frac{\Delta x}{m}\,\frac{1}{r_\beta^- - r_\tau^-}, \tag{2.18}$$

где

$$r_\beta = \frac{\operatorname{tg}\lambda_\beta - \operatorname{th}\lambda_\beta}{4D_\beta k_\beta^3}, \quad r_\tau = \frac{2-\lambda_\tau(\operatorname{ctg}\lambda_\tau + \operatorname{cth}\lambda_\tau)}{D_\tau k_\tau^3(\operatorname{ctg}\lambda_\tau - \operatorname{cth}\lambda_\tau)}. \tag{2.19}$$

Это нелинейные уравнения, в которых собственные числа λ_β и λ_τ зависят, в свою очередь, от $\omega_\pm$:

$$\frac{(2\lambda_\beta)^4}{b^4}\,\frac{D_\beta}{\mu_\beta} = \omega_\pm^2 = \frac{\lambda_\tau^4}{\eta^4}\,\frac{D_\tau}{\mu_\tau}. \tag{2.20}$$

Выражения (2.18) описывают эффект расщепления собственной частоты, характерный для систем со многими степенями свободы. Поскольку противофазное колебание преодолевает большее сопротивление пружины, можно заключить, что ω_+ есть частота противофазных колебаний. Уравнения (2.18) имеют бесконечное множество решений, поскольку собственные числа λ_β и λ_τ являются аргументами периодических функций.

Рассмотрим два частных случая нормальной частоты, именно, когда либо r_β, либо r_τ бесконечно велики. В этом случае $\omega_\pm = \omega_c$, и синфазная нормальная частота совпадает с противофазной. Если $r_\beta = \infty$, то $\lambda_\beta = \pm(\pi/2 + n\pi)$, $n = 0, 1, 2, \ldots$, а если $r_\tau = \infty$, то $\operatorname{ctg}\lambda_\tau = \operatorname{cth}\lambda_\tau \Longrightarrow \lambda_\tau = \pm(5\pi/4 + n\pi)$, $n = 0, 1, 2, \ldots$. Но эти значения являются в то же время собственными числами свободных колебаний изолированных из системы мембран. Им соответствуют парциальные собственные частоты:

$$\omega_{\beta n} = (2n+1)\frac{\pi^2}{b^2}\sqrt{\frac{D_\beta}{\mu_\beta}},\ n = 0, 1, 2, \ldots$$

$$\omega_{\tau l} = \left(l + \frac{5}{4}\right)^2 \frac{\pi^2}{\eta^2}\sqrt{\frac{D_\tau}{\mu_\tau}},\ l = 0, 1, 2, \ldots$$

В связанной системе этим собственным частотам соответствует нормальная частота $\omega_\pm = \omega_c$. Таким образом, если парциальная собственная частота пружины совпадает с одной из парциальных собственных частот какой-либо из пластинок, – она является одновременно и нормальной частотой.

3. Вынужденные колебания

Пусть на систему (1.1)–(1.7) действует периодическая внешняя сила $P_0 e^{i\omega t}$, приложенная к сечению снизу:

$$D_\beta \frac{\partial^4 U_\beta}{\partial y^4} - \mu_\beta \omega^2 = P_0 e^{i\omega t}, \tag{3.1}$$

$$D_\tau \frac{\partial^4 U_\tau}{\partial y^4} - \mu_\tau \omega^2 U_\tau = 0 \tag{3.2}$$

Поскольку собственные функции (2.7) и (2.13) сечения модели не являются множеством взаимно ортогональных функций, традиционный метод разложения правой части в ряд по собственным функциям, вообще говоря, неприменим в данном случае. Однако, в малых окрестностях точек $\lambda_{bn} = \pm(\pi/2 + n\pi)$, $n = 0, 1, 2, \ldots$, функции (2.13) очень близки к синусам, и здесь справедливо приблизительное равенство:

$$U_\beta \approx \sum_{n=0}^{\infty} c_{\beta k} \sin k_{\beta n}(y - y_0) \exp(i\omega t), \quad k_{\beta n} = \pm \frac{(2n+1)\pi}{b}. \tag{3.3}$$

Подстановка этого выражения в уравнение (3.1) и разложение правой части уравнения (3.1) в ряд Фурье позволяют определить коэффициенты c_{bn}:

$$c_{\beta n} \approx \frac{2P_0(1 - (-1)^n)}{n\pi \mu_\beta (\omega_{0n}^2 - \omega^2)}$$

Воспользуемся выражением (2.18) для нормальных частот ω_{0n}:

$$c_{\beta n} \approx \frac{2P_0(1 - (-1)^n)}{n\pi \mu_b \left(\omega_c^2 \pm \frac{\Delta x/m}{r_{\beta n} - r_{\tau n}} - \omega^2\right)}. \tag{3.4}$$

Остается определить смещения текториальной мембраны. Представим их в виде суммы собственных функций с неопределенными коэффициентами и приравняем перерезывающие силы двух мембран. В результате получим:

$$U_\tau(y,t) = \frac{D_\beta}{D_\tau} \sum_{n=0}^{\infty} c_{bn} \left(\frac{k_{\beta n}}{k_{\tau n}}\right)^3 \frac{W_{\tau n}(y)}{W_{\tau n}(\eta)} \exp(i\omega t). \tag{3.5}$$

4. Обсуждение результатов

Рассмотрим последний сомножитель знаменателя в выражении (3.4). В окрестности собственных значений $\lambda_{\beta n} = \pm(\pi/2 + n\pi)$ его второе слагаемое стремится к нулю, и резонанс наступает при $\omega = \omega_c$. Волновые числа $k_{\beta n} = 2\lambda_{\beta n}/b = \pm(\pi + 2n\pi)$ являются одновременно и волновыми числами свободных колебаний изолированной из системы свободно опертой пластинки с соответствующими собственными частотами $\omega_{\beta n} = \frac{(2n+1)^2\pi^2}{b^2}\sqrt{\frac{D_\beta}{\mu_\beta}}$. Нетрудно убедиться, что в связанной системе функция $r_b(\omega_{0n})$ обращается в ноль в том и только в том случае, если $\omega_{0n} = \omega_c$. Следовательно, в окрестности $\lambda_{\beta n} = \pm(\pi/2 + n\pi)$ резонанс становится наиболее острым, если частота приложенной силы совпадает одновременно и с парциальной собственной частотой волосковой клетки, и с одной из парциальных собственных частот базилярной мембраны.

Аналогично, если сила приложена сверху к текториальной мембране, ее смещение может быть разложено в ряд ортогональных собственных функций длинной пластинки с одним опертым и другим свободным краем вблизи точек $\lambda_{\tau n} = \pm(5\pi/4 + n\pi)$, $n = 0, 1, 2, \ldots$ В этом случае, если парциальная собственная частота волосковой клетки близка к одной из парциальных частот мембраны, возникает резонанс на этой частоте.

С позиций рассмотренной выше модели становятся понятными и медленные движения волосковых клеток, которые часто называют таинственными (misterious). Изменение объема и внутриклеточного давления неизбежно влекут за собой изменение парциальной собственной частоты клетки. Варьируя парциальную собственную частоту, можно формировать высоту и ширину резонансного пика связанной системы. Вариации будут сопровождаться некоторыми сдвигами нормальной частоты системы, а вместе с ней и позиции пика амплитуды на базилярной мембране. Эти эффекты наблюдаются в многочисленных экспериментах [10, 18], являясь объектом пристального изучения.

На основе рассмотренных закономерностей можно заключить, что когда хозяину уха нужно уточнить высоту тона слабого или среднего по интенсивности звука, волосковые клетки могут подогнать свою парциальную частоту к частоте одной из мембран, и резонанс становится особенно острым. При сверхмощных звуках, чтобы снизить верхушку пика и тем предохранить систему от повреждения, волосковые клетки могут изменить собственную частоту, отводя ее от парциальной частоты мембраны, и резонанс расщепляется, становясь широким и низким. Более того, широкополосные фильтры с плоской верхушкой необходимы для временно́го анализа звуков, особенно человеческой речи.

Таким образом, медленные движения наружных волосковых клеток можно рассматривать как метод настройки слуховой системы либо на острую частотную избирательность, либо на широкополосную фильтрацию.

Целый ряд разнообразных и казалось бы, противоречивых экспериментальных данных становятся понятными и взаимосвязанными с позиций механики колебания систем со многими степенями свободы. Эти приложения рассмотрены в [11].

Автор благодарит профессоров В. М. Бабича и Е. де Бура за обсуждение и ценные замечания. Работа выполнена при поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований, грант 93–011–16148.

Литература

1. H. L. F. Helmholtz, *On the sensation of tone.* New York (republication of the 1885 edition), Dover, 1954.
2. S. M. Khanna, G. B. Leonard, *Basilar membrane tuning in the cat cochlea.* — Sci **215** (1982), 305–306.
3. P. M. Sellick, R. Patuzzi, B. M. Johnstone, *Measurements of basilar membrane motion in the guinea pig using the Mössbauer technique.* — J. Acoust. Soc. Am. **72** (1982), 131–141.
4. D. T. Kemp, *Stimulated acoustic emission from within the human auditory system.* — J. Acoust. Soc. Am. **64** (1978), 1386–1391.
5. D. T. Kemp, A. M. Brown, *Wideband analysis of otoacoustic intermodulation.* In: Peripheral Auditory Mechanisms, eds J. B. Allen, J. L. Hall, A. Hubbard, S. T. Neely, and A. Tubis. Berlin, Springer, pp. 306–313.
6. W. E. Brownell, C. R. Bader, D. Bertrand Y. de Ribaupierre,, *Evoked mechanical responses of isolated cochlear outer hair cells.* — Sci. **227** (1985), 194–196.
7. D. H. Jen, C. R. Steele, *Electrokinetic model of cochlear hair cell motility.* — J. Acoust. Soc. Am **85(2)** (1987), 1667–1678.
8. W. E. Brownell, W. E. Shehata, J. B. Imredy, *Slow electrically and chemically evoked volume changes in guinea pig outer hair cells.* In: Biomechanics of active movement and deformation of cells (ed. N. Akkas). New York, Springer-Verlag, 1989, pp. 493–498.
9. E. de Boer, *No sharpening? A challenge for cochlear mechanics.* — J. Acoust. Soc. Am. **73** (1983), 567–573.

10. E. L. LePage, G. Reuter, S. Hong, H. P. Zenner, *Summating baseline shifts and mechanical adaptation 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, S. M. Netten eds.). Singapore, World Scientific, 1993, pp. 240–248.
11. С. М. Новоселова, *Трансверсальные моды колебания текториальной мембраны и осцилляции волосковых клеток.* — Зап. научн. семин. ПОМИ **218** (1994), 138–148.
12. В. М. Бабич, С. М. Новоселова, *О колебании базилярной мембраны во внутреннем ухе млекопитающих.* — Зап. Научн. Семин. ЛОМИ **89** (1979), 54–62.
13. S. M. Novoselova, *A possibility of sharp tuning in a linear transversely inhomogeneous cochlear model.* — Hear. Res. **41(2)** (1989), 125–136., Errata: Hear. Res. (1990) 46(1/2), 179–180.
14. С. М. Новоселова, *Линейная модель улитки с высокой частотной избирательностью.* — Зап. Научн. Семин. ПОМИ **210** (1993), 213–240.
15. A. Kronester-Frei, *Ultrastructure of the different zones of the tectorial membrane.* — Cell Tiss. Res. **193** (1978), 11–23.
16. L. Brundin, A. Flock, B. Canlon, *Tuned motile responses of isolated cochlear outer hair cell.* — Acta Oto-Laryngol **467** (1989), 229–234.
17. L. Brundin 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. (Duifhuis, H., Horst J. W., van Dijk P., and van Netten, SM., eds). Singapoure, World Scientific, 1993, pp. 182–191.
18. M. C. Teich, C. Heneghan, S. M. Khanna, A. Flock, L. Brundin, M. Ulfendahl, *Analysis of dynamical motion of sensory cells in the organ of Corti using the spectrogram.* In: Biophysics of hair cell sensory systems. (Duifhuis, H., Horst J. W., van Dijk P., and van Netten, SM., eds). Singapoure, Word Scientific, 1993, pp. 272–279.

Novoselova S. M. A system of linked resonators in cochlea.

The cochlear partition is modelled with two parallel long elastic plates connected with a raw of springs. This system of linked resonators is studied by means of multi-degree-of-freedom systems theory. The normal frequencies of the cross section are calculated. It is found that if the partial eigenfrequency of isolated outer hair cell (spring) coincides with any of partial eigenfrequencies of any of two membranes – this frequency is also a normal frequency of the linked system, and the resonance at this frequency is especially sharp. It is concluded, that the slow changes of outer hair cell volume and intracellural pressure can be an effective tool for adjusting of the tuned system, while the fast oscillations remain to be simply forced mechanical vibration. The shifts in the resonance frequency, in magnitude and width of the tuning curve are found to be the

results of slow motility of the outer hair cells.

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

Поступило 10 сентября 1996 г.