Математическая модель канало-отолитовой реакции на поворот вестибулярного аппарата в гравитационном поле

В. А. САДОВНИЧИЙ, В. В. АЛЕКСАНДРОВ

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

Э. СОТО

Автономный университет штата Пуэбла, Мексика

Т. Б. АЛЕКСАНДРОВА, Т. Г. АСТАХОВА

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

Р. ВЕГА Автономный университет штата Пуэбла, Мексика

Н. В. КУЛИКОВСКАЯ, В. И. КУРИЛОВ Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

С. С. МИГУНОВ, Н. Э. ШУЛЕНИНА

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова e-mail: vladimiralexandrov366@hotmail.com

УДК 517.958

Ключевые слова: полукружный канал, купула, криста, отолитовый орган, отолитовая мембрана, макула.

Аннотация

В работе представлена математическая модель реакции системы, состоящей из двух сенсорных датчиков: полукружного канала и саккулюса на поворот головы в гравитационном поле. Система описывается тремя цепочками блоков, каждая из которых состоит из биомеханического блока, блока трансдукции и блока динамики ионных токов и мембранного потенциала волосковой клетки. Проведена идентификация параметров модели по результатам экспериментов, проведённых в Институте физиологии Автономного университета штата Пуэбла (Мексика) на аксолотле (Ambystoma tigrinum). Дан сравнительный анализ поведения мембранных потенциалов канала и саккулюса.

Abstract

V. A. Sadovnichy, V. V. Alexandrov, E. Soto, T. B. Alexandrova, T. G. Astakhova, R. Vega, N. V. Kulikovskaya, V. I. Kurilov, S. S. Migunov, N. E. Shulenina, A mathematical model of the response of semicircular canal and otolith to vestibular system rotation under gravity, Fundamentalnaya i prikladnaya matematika, vol. 11 (2005), no. 7, pp. 207–220.

A mathematical model of the system composed of two sensors: the semicircular canal and the sacculus, is suggested. The model is described by three lines of blocks, each

Фундаментальная и прикладная математика, 2005, том 11, № 7, с. 207—220. © 2005 Центр новых информационных технологий МГУ,

Издательский дом «Открытые системы»

line has the following structure: a biomechanical block, a mechanoelectrical transduction mechanism and a block describing the hair cell ionic currents and membrane potential dynamics. The response of this system to various stimuli (head rotation under gravity and falling) is investigated. Identification of the model parameters was done with the experimental data obtained for the axolotl (Ambystoma tigrinum) at the Institute of Physiology, Autonomous University of Puebla, Mexico. Comparative analysis of the semicircular canal and sacculus membrane potentials is presented.

1. Введение

Для описания и анализа вестибулярной функции в экстремальных условиях необходимо математическое моделирование. Дадим описание рассматриваемой системы.

Вестибулярная система состоит из шести полукружных каналов — сенсорных датчиков угловых ускорений — и четырёх отолитовых органов, реагирующих на кажущееся ускорение тела, являющееся геометрической разностью линейного и гравитационного ускорений. Полукружные каналы расположены приблизительно во взаимно перпендикулярных плоскостях, каждый из каналов — антериорный (передний вертикальный), постериорный (задний вертикальный) и латеральный (горизонтальный) — реагирует на проекцию углового ускорения, направленную ортогонально к плоскости канала. Отолитовые органы — саккулюс и утрикулюс — являются датчиками линейных ускорений, эффективные стимулы для них — проекции кажущегося ускорения на плоскости этих органов.

В каждом из составляющих вестибулярную систему сенсоров путь прохождения информации о стимуле подобен: в результате действия ускорения чувствительная масса сенсора (купула полукружного канала и отолитовая мембрана саккулюса) смещается относительно поверхности сенсорного эпителия, вследствие чего отклоняется волосковый пучок рецепторной клетки сенсора, которая находится в чувствительном эпителии вестибулярных рецепторов (в кристе канала и макуле саккулюса). Смещение волосков-стереоцилий ведёт к изменению тока трансдукции. Изменение ионных токов, происходящее в клетке, изменяет мембранный потенциал волосковой клетки, что в дальнейшем модифицирует афферентную импульсацию.

Будем рассматривать систему, состоящую из двух вестибулярных сенсоров: полукружного канала и отолитового органа — саккулюса. Преобразование поворота головы под действием стимула в поток нервных импульсов для дальнейшей передачи по нервным волокнам представлено на блок-схеме (рис. 1).

В данной работе представлена интегральная математическая модель первых трёх блоков канало-отолитовой реакции, состоящей из двух биомеханических датчиков: полукружного канала и саккулюса. В качестве полукружного канала может быть выбран канал антериорный, постериорный или латеральный. Система из двух работающих параллельно сенсоров может быть представлена в виде девяти блоков: блок входного стимула, полукружному каналу соответствует одна цепочка и саккулюсу — две, что соответствует наличию одной оси чувствительности в первом случае и нескольких во втором. В качестве двух осей

Математическая модель канало-отолитовой реакции



Рис. 1. Блок-схема преобразования поворота головы в нервные импульсы

чувствительности в случае саккулюса выбраны взаимно перпендикулярные оси Sx_1 и Sx_2 .

Ниже приведена схема математической модели реакции полукружного канала и отолитового органа на поворот в гравитационном поле (рис. 2).

Рассматривается реакция на поворот в гравитационном поле, включая и ситуацию орбитального полёта в условиях микрогравитации. Механическим стимулом в этих случаях является проекция углового ускорения ($\dot{\omega}$) поворота на ось чувствительности полукружного канала и проекция кажущегося ускорения (геометрической разности абсолютного ускорения (W) расчётной точки отолитовой мембраны и гравитационного ускорения (g)) на рассматриваемое направление чувствительности макулы отолитового органа.



Рис. 2. Интегральная модель канало-отолитовой реакции

В. А. Садовничий, В. В. Александров, Э. Сото и др.

Под реакцией на общий механический стимул понимается изменение мембранного потенциала волосковой клетки, расположенной в кристе полукружного канала, и изменение мембранного потенциала волосковой клетки, расположенной на рассматриваемом направлении чувствительности макулы.

2. Методы

210

2.1. Экспериментальные методы

Требуемые для математических моделей динамики купуло-эндолимфатической системы и динамики отолитовой мембраны морфологические параметры вестибулярной системы были получены при использовании оптической и электронной микроскопии. Процедуры фиксации органов и морфологический анализ подробно описаны в [1]. Для математической модели общего ионного тока эксперименты проводились на изолированных волосковых клетках полукружного канала или саккулюса аксолотля (Ambystoma tigrinum) весом от 30 до 60 г. Процедуры получения изолированных волосковых клеток и регистрационных токов подробно описаны в [1]. Ионные токи изолированных волосковых клеток и регистрационных токов подробно описаны в [1]. Ионные токи изолированных волосковых клеток регистрировались с помощью метода раtch clamp (в конфигурации voltage clamp для целой клетки). Общий ионный ток клеток был активирован при использовании протокола, в котором потенциал мембраны устанавливался на -85 мВ ($V_{\rm hold}$), затем подавалась серия тестирующих напряжений ($V_{\rm test}$) продолжительностью 800 мс в диапазоне от -130 до +50 мВ (с шагом 10 мВ).

Для описания вероятности нахождения каналов для тока трансдукции в открытом состоянии использовались данные [11] с дальнейшей аппроксимацией для случая двух состояний.

2.2. Математическая модель

Математическая модель (см. рис. 2) состоит из трёх цепочек, каждая из которых содержит три блока уравнений:

$$\int \ddot{x}_0 + \frac{8\nu}{a_1^2} \dot{x}_0 + \frac{\gamma}{mk^4} x_0 = -\frac{R}{k^2} \left(1 + \frac{l}{L} \right) \dot{\omega}(\varphi), \tag{1}$$

$$m_{+}\ddot{x}_{s} + k_{0}\dot{x}_{s} + k_{s}x_{s} = m_{-}(g_{s}(\varphi) - W_{s}(\varphi)), \quad s = 1, 2, \dots,$$

$$m_{+} = (\rho_{0} + \rho_{e}k_{e})V, \quad m_{-} = (\rho_{0} - \rho_{e})V,$$
(2)

$$(I_{\text{Tr}i} = \hat{g} \cdot P_i(x_i) \cdot (V_i - E_{\text{Tr}i}), \quad i = 0, 1, \dots,$$

$$P_i(x_i) = \frac{1}{1 + \exp(-\frac{x_i - (x_{adi} + a_i)}{c_i})},$$

$$(3)$$

 $\tau_{pi} \cdot \dot{x}_{\mathrm{ad}i} + x_{\mathrm{ad}i} = x_{\mathrm{adst}i},$

$$x_{\text{adst}i} = \begin{cases} \delta_i \cdot x_i, & x_i \geqslant \frac{b}{\delta_i}, \\ b, & x_i < \frac{b}{\delta_i}, \end{cases}$$

$$\begin{cases} C_{mi}\dot{V}_{i} + I_{\mathrm{T}i} + I_{\mathrm{L}i} + I_{\mathrm{T}ri} = 0, \tag{4} \\ I_{\mathrm{L}i} = g_{\mathrm{L}i} \cdot V_{i}, \\ I_{\mathrm{T}i} = \hat{g}_{\mathrm{T}i} \cdot m_{i}^{\tau_{i}} \cdot h_{i} \cdot (V_{i} - E_{Ki}), \\ \tau_{mi}(V_{i}) \cdot \dot{m}_{i} + m_{i} = m_{\mathrm{st}i}(V_{i}), \\ \tau_{hi}(V_{i}) \cdot \dot{h}_{i} + h_{i} = h_{\mathrm{st}i}(V_{i}), \end{cases} \\ m_{\mathrm{st}i}(V_{i}) = m_{\mathrm{min}\,i} + \frac{1 - m_{\mathrm{min}\,i}}{1 + \exp(-\frac{V_{i} - V_{\mathrm{ac}i}}{s_{\mathrm{ac}i}})}, \quad \tau_{mi}(V_{i}) = \tau_{\mathrm{min}\,i} + \frac{\tau_{\mathrm{max}\,i} - \tau_{\mathrm{min}\,i}}{1 + \exp(\frac{V_{i} - V_{ri}}{s_{\tau_{i}}})}, \\ h_{\mathrm{st}i}(V_{i}) = h_{\mathrm{min}\,i} + \frac{1 - h_{\mathrm{min}\,i}}{1 + \exp(\frac{V_{i} - V_{\mathrm{h}i}}{s_{\mathrm{h}i}})}, \quad \tau_{hi} = \sum_{s=0}^{3} l_{si} \cdot V_{i}^{s}, \end{cases}$$

где x_0 — отклонение купулы, x_1 и x_2 — отклонения отолитовой мембраны по оси Ox_1 и по оси Ox_2 , V_i — мембранный потенциал волосковой клетки, где i — номер клетки (i = 0, 1, 2), m_i — переменная активации, h_i — переменная инактивации, $I_{\mathrm{T}i}$ — общий ионный ток, $I_{\mathrm{T}ri}$ — ток трансдукции, $I_{\mathrm{L}i}$ — ток утечки; $g(t) = (g_1(\varphi, t), g_2(\varphi, t), g_3(\varphi, t))$ — ускорение свободного падения, $W(t) = (W_1, W_2, W_3)$ — линейное ускорение головы, $\omega(t) = (\omega_1, \omega_2, \omega_3)$ — угловая скорость вращения головы, $\dot{\omega}(t) = (\dot{\omega}_1, \dot{\omega}_2, \dot{\omega}_3)$ — угловое ускорение вращения головы.

Первые блоки уравнений описывают биомеханику вестибулярной функции: в уравнении (1) представлена динамика смещения (x_0) купулы полукружного канала [7]; в уравнении (2) описано движение (x_i) центра масс отолитовой мембраны саккулюса амфибии [6] в проекции на выбранную ось чувствительности макулы. Уравнения (3) вторых блоков описывают процесс механо-электрической трансдукции в предположении наличия двух состояний для каналов тока трансдукции ($I_{\rm Tr}$) и простейшей модели адаптации ($x_{\rm ad}i$). Третьи блоки представлены уравнениями (4) типа Ходжкина—Хаксли для общего ионного тока ($I_{\rm T}$), тока утечки ($I_{\rm L}$) и мембранного потенциала (V_i) в предположении, что параметры активации (m) и инактивации (h) описываются марковскими процессами с непрерывным временем и двумя дискретными состояниями.

Для математической модели использовались упрощённые уравнения динамики полукружного канала и упрощённые уравнения динамики отолитовой мембраны саккулюса. Каждая рецепторная клетка имеет одну ось чувствительности — ось морфологической поляризации, которой характеризуется сенсорный эпителий благодаря положению киноцилии относительно стереоцилий, составляющих волосковый пучок. Оси чувствительности клеток кристы полукружного канала сонаправленны. Направление осей чувствительности волосковых пучков

где

рецепторных клеток саккулюса различно, выбраны две такие клетки макулы, оси чувствительности которых ортогональны. Таким образом, исследуются смещения отолитовой мембраны саккулюса по двум взаимно перпендикулярным осям Sx_1 и Sx_2 , направления которых сонаправленны с осями чувствительности волосковых пучков. Центр системы координат находится в центре саккулюса, ось Sx_1 направлена в начальном положении вертикально вниз (темя головы—подбородок), ось Sx_2 — горизонтально от носа к затылку, ось Sx_3 — от правого вестибулярного лабиринта к левому. Плоскость движения отолитовой мембраны саккулюса параллельна плоскости Sx_1x_2 (и соответственно макуле саккулюса).

В математическую модель входят функциональные параметры

$$g_s(t), W_s(t), \dot{\omega}(t), \tau_m(V), \tau_h(V), m_{\rm st}(t), h_{\rm st}(t), x_{\rm adst}(t)$$

и числовые параметры

 $\nu, \gamma, m, a_0, a_1, k, R, L, l, C_m, g_{\rm Tr}, g_{\rm L}, g_{\rm T}, E_K, \tau_p, \rho_0, \rho_e, k_e, k_0, k_s,$

полученные по экспериментальным данным в опытах на аксолотле (Ambystoma tigrinum) в лаборатории доктора Э. Сото (Институт физиологии Автономного университета штата Пуэбла, Мексика).

В уравнения динамики вестибулярных органов входят морфологические параметры. Не все морфологические параметры могут быть определены достоверно. В таблице 1 представлены данные, полученные экспериментально для аксолотля (Ambystoma tigrinum) в Институте физиологии Автономного университета штата Пуэбла, Мексика.

Параметр	Полукружный канал		
	латеральный	антериорный	постериорный
a_1	0,155 мм	0,15 мм	0,155 мм
m	0,35 мг	0,235 мг	0,213 мг
R	1,35 мм	0,93 мм	0,89 мм
k	2,3	1,9	2,2
l	2,92 мм	2,78 мм	1,8 мм
L	4,6 мм	3,3 мм	2,8 мм

Таблица 1

С использованием диапазонов изменения коэффициентов уравнения динамики канала и динамики отолитовой мембраны для численного эксперимента выбраны следующие параметры (таблицы 2, 3).

Параметр	Полукружный канал
ν	0,000852 мм ² /мс
a_1	0,15 мм
m	0,235 мг
R	0,93 мм
k	1,9
l	2,78 мм
L	3,3 мм
γ	$0,00016 \ { m mr}/{ m mc}^2$

Таблица 2

Параметр	Саккулюс	
m_+	1,413 мг	
m_{-}	0,628 мг	
k_0	1,635 мг/мс (нырок)	
k_0	4,908 мг/мс (падение)	
k_s	1,3086 мг/мс ²	

Таблица З

3. Численные результаты

3.1. Начало нырка

Под термином «начало нырка» понимается следующее движение: рассматривается начало (первые 500 мс) изменения глубины плавания (в аквариуме) амфибии (аксолотля) путём резкого поворота туловища. Тело из горизонтального положения начинает равноускоренно поворачиваться с постоянным угловым ускорением до 45 градусов и далее равнозамедленно поворачивается до 90 градусов (рис. 3). Рассматриваются два случая: 1) движение на Земле; 2) движение в условиях орбитального полёта.



Рис. 3. O- центр вращения системы «канал + саккулюс», M- центр масс аксолотля, S- нахождение рассматриваемой системы «канал + саккулюс», MS=r

Проекции составляющих кажущегося ускорения на оси, жёстко связанные с отолитовым аппаратом, имеют следующий вид:

В. А. Садовничий, В. В. Александров, Э. Сото и др.

$$\begin{cases} g_1 = g \cdot \frac{R}{\sqrt{R^2 + r^2}} \left(\cos\left(\varphi + \arctan\frac{r}{R}\right) + \frac{r}{R} \cdot \sin\left(\varphi + \arctan\frac{r}{R}\right) \right), \\ g_2 = g \cdot \frac{R}{\sqrt{R^2 + r^2}} \left(\frac{r}{R} \cdot \cos\left(\varphi + \arctan\frac{r}{R}\right) - \sin\left(\varphi + \arctan\frac{r}{R}\right) \right), \\ \begin{cases} W_1 = R\left(\dot{\varphi}^2 + \ddot{\varphi} \cdot \frac{r}{R}\right), \\ W_2 = R\left(\frac{r}{R} \cdot \dot{\varphi}^2 - \ddot{\varphi}\right). \end{cases}$$

Реакция переднего вертикального полукружного канала и саккулюса представлена на графиках 4—7: угол отклонения тела, проекции кажущегося ускорения на оси x_1 и x_2 , отклонения чувствительных масс канала x и саккулюса x_1 и x_2 , мембранный потенциал. Первые 200 мс амфибия находится в положении покоя, стимул действует после 200-й миллисекунды.

Величины смещений указаны на графиках в мм, время процесса — в мс, величины мембранного потенциала волосковой клетки получены в мВ.

Из графиков видно, что в то время, когда реакция полукружного канала остаётся одной и той же и на Земле и на орбите, реакции саккулюса различны, что, возможно, является одной из причин вестибуло-сенсорного конфликта. Отклонения отолитовой мембраны в условиях гравитации достигает 3,5 мк, тогда как в условиях невесомости — только 0,25 мк (см. рис. 6), т. е. этот стимул находится в подпороговой области реагирования центральной нервной системы в отсутствии гравитации. То же самое мы видим и для изменения мембранного потенциала (см. рис. 7).

Качественная картина отклика вестибулярных органов на экстремальные стимулы согласуется с гипотезой физиологов о причинах вестибуло-сенсорного конфликта в невесомости как о рассогласовании между поступающей в цен-



Рис. 4. График изменения угла поворота $\varphi(t)$

214

Математическая модель канало-отолитовой реакции



Рис. 5. График изменения кажущегося ускорения на Земле и на орбите (нет *g*) (мм/мс²). Проекции кажущегося ускорения на ось позвоночника аксолотля (с положительным направлением от головы к хвосту) (*g*₁-*W*₁) и перпендикулярном к нему (*g*₂-*W*₂) представлены в гравитационном поле Земли и в условиях невесомости на орбите (когда кажущееся ускорение мало) – нет *g*

тральную нервную систему информацией с вестибулярных сенсоров. Из полученных результатов видно, что сигналы от саккулюса в условиях гравитации и микрогравитации существенно различаются, что, возможно, ведёт к сбоям в интерпретации этих сигналов центральной нервной системой.

3.2. Имитация падения на Земле

Рассматривается падение вперёд однородного стержня (1 м) с неподвижной нижней точкой из вертикального положения; наверху у стержня расположена часть вестибулярного аппарата, состоящая из правого переднего полукружного канала и правого саккулюса. Предполагается, что падение является следствием толчка, который моделируется действием постоянного углового ускорения в течение короткого промежутка времени (20 мс). Закон изменения угла падения находится интегрированием уравнения

215



Рис. 6. График смещения чувствительных масс. x — купула полукружного канала, x_1 и x_2 — отолитовая мембрана для случаев: нырок на Земле (x, x_1, x_2) и на орбите (x нет g, x_1 нет g, x_2 нет g)

$$\ddot{\varphi}(t) = \frac{g \cdot k_m}{R} \sin(\varphi(t)) + F_d, \quad F_d = \begin{cases} k_F \cdot g, & 0 \leqslant t \leqslant 20 \text{ mc}, \\ 0, & t > 20 \text{ mc}, \end{cases}$$

т. е. стимул действует на находящееся в покое тело в течение первых 20 мс. При подсчёте кажущегося ускорения массой вестибулярного аппарата по сравнению с массой стержня пренебрегаем.



Рис. 7. График изменения мембранного потенциала полукружного канала (V)и отолитовой мембраны $(V_1,\,V_2)$ для случаев: нырок на Земле $(V,\,V_1,\,V_2)$ и на орбите (Vнет $g,\,V_1$ нет $g,\,V_2$ нетg)

На графиках 8—11 первые 200 мс соответствуют нахождению тела в покое, далее показана реакция под воздействием стимула.

Из представленных графиков видно, что реакция саккулюса является более значимой, чем реакция полукружного канала, для дальнейшей стабилизации











Рис. 10. График изменения тока трансдукции полукружного канала (Itrans) и отолитовой мембраны (Itrans1, Itrans2)

Математическая модель канало-отолитовой реакции



Рис. 11. График изменения мембранного потенциала полукружного канала (V) и отолитовой мембраны (V1, V2)

вертикальной позы. Известно, что время ответа вестибулярной системы на стимул находится в пределах первых 200 мс после начала действия стимула, за это время отклик от вестибулярной системы на стимул должен поступить в ЦНС. В первые 50 мс действия стимула мембранный потенциал полукружного канала изменился всего на 1,5 мВ, что недостаточно для создания потенциала действия (подпороговый уровень), тогда как мембранный потенциал саккулюса изменился на 12 мВ (см. рис. 11).

4. Заключение

Согласно полученным результатам можно заявить, что представленная математическая модель канало-отолитовой реакции может быть использована для анализа вестибулярной функции в экстремальных условиях бионавигации. В дальнейшем предполагается дополнить эту модель двумя блоками: а) математической моделью синаптического тока, б) модификацией модели Ходжкина—Хаксли и упростить полученную математическую модель инерциальных механорецепторов с целью использования в качестве блока прототипа вестибулярного протеза.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 04-01-00379).

Литература

- Александров В. В., Александрова Т. Б., Астахова Т. Г., Куликовская Н. В., Шуленина Н. Э., Лемак С. С., Сото Э. // Mathematical Modeling of Complex Information Processing Systems. – Moscow: Moscow University Press, 2001. – Р. 5–14, 26–41.
- [2] Корнилова Л. Н., Бодо Г., Григорова В. Нейрофизиологические закономерности адаптации вестибулярной системы к условиям микрогравитации // Авиакосмическая и экологическая медицина. — 1995. — Т. 29, № 5. — С. 219—230.

- [3] Лычаков Д. В. Эволюция отолитовой мембраны: структурная организация // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. — 1998. — Т. XXIV, № 2. — С. 250—262.
- [4] Орлов И. В. Вестибулярная функция. СПб.: Наука, 1998.
- [5] Садовничий В. А., Александров В. В., Александрова Т. Б., Альманза А., Астахова Т. Г., Вега Р., Куликовская Н. В., Сото Э., Шуленина Н. Э. Математическая модель механорецептора угловых ускорений // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 1, Математика, механика. 2002. № 6. С. 46–54.
- [6] Садовничий В. А., Александров В. В., Александрова Т. Б., Лемак С. С., Шкель А. М. Вестибулярная функция в экстремальных условиях персональной навигации и её коррекция // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 1, Математика, механика. – 2003. – № 4. – С. 25–35.
- [7] Шипов А. А., Кондрачук А. В., Сиренко С. П. Биомеханика вестибулярного аппарата. — М.: Слово, 1997.
- [8] Assad J. A., Corey D. P. An activ motor model for adaptation by vertebrate hair cells // J. Neurosc. - 1992. - Vol. 12. - P. 3291-3309.
- [9] Guth P. S., Perun P., Norris C. H., Valli P. The vestibular hair cells: post-transductional signal processing // Progress in Neurobiology. – 1998. – Vol. 54. – P. 193–247.
- [10] Holt J. R., Corey D. P. Two mechanisms for transducer adaptation in vertebrate hair cells // Proc. Nac. Acad. Sci. – 2000. – Vol. 97, no. 22. – P. 11730–11735.
- [11] Hudspeth A. J., Lewis R. S. A model for electrical resonance and frequency tuning in saccular hair cells of the bullfrog // J. Physiol. – 1988. – Vol. 400. – P. 275–297.
- [12] Kachar B., Parakkal M., Fex J. Structural basis for mechanical transduction in the frog vestibular sensory apparatus: the otolithic membrane // J. Hearing Res. – 1990. – Vol. 45. – P. 179–190.
- [13] Kozlovskaya I. B., Babaev B. M., Barmin V. A., Beloozerova I. N., Kreidich Yu. V., Sirota M. G. The effect of weightlessness on motor and vestibulo-motor reactions // Physiologist. - 1984. - Vol. 27, suppl. 6. - P. 111-114.
- [14] Pickles J. O. A model for the mechanics of the stereociliary bundle on acousticolateral hair cells // Hear. Res. – 1993. – Vol. 68. – P. 159–172.

220