

ALMA MATER STUDIORUM · UNIVERSITÀ DI BOLOGNA

SCUOLA DI SCIENZE
Corso di Laurea in Matematica

UN MODELLO MATEMATICO DEL SISTEMA VESTIBOLARE

Tesi di Laurea in Analisi Matematica

Relatore:
Chiar.ma Prof.ssa
Giovanna Citti

Presentata da:
Martina Vallicelli

III Sessione
Anno Accademico 2017/2018

Alla mia famiglia ...

Indice

Introduzione	iii
1 Morfologia e fisiologia dell'orecchio interno	1
1.1 Il sistema vestibolare	2
1.1.1 I canali semicircolari	3
2 Equazione per il modello a singolo canale	7
2.1 Modello per il flusso endolinfatico	7
2.1.1 Determinazione dei parametri	8
2.1.2 Calcolo delle costanti di tempo in assenza di termini forzanti	11
2.1.3 Termini forzanti sinusoidali	12
3 Cenni sulle equazioni di Navier-Stokes	17
3.1 Equazioni di Eulero	17
3.1.1 Conservazione della massa	18
3.1.2 Conservazione della quantità di moto	19
3.1.3 Conservazione dell'energia	21
3.2 Equazioni di Navier Stokes	23
3.3 Applicazione al modello per il flusso endolinfatico	25
4 Il modello a più canali	27
4.1 Descrizione del modello a tre canali	27
4.1.1 Costanti di tempo	29

4.1.2	Sensibilità all'accelerazione e alla velocità	29
4.2	Codifica dell'informazione direzionale	32
4.2.1	Direzione di massima risposta	33
4.2.2	Direzione principale	34
	Bibliografia	37

Introduzione

L'uomo possiede la capacità di mantenere l'equilibrio e di controllare i movimenti del proprio corpo e dei propri occhi, rispetto all'ambiente esterno, grazie al sistema vestibolare. Esso costituisce un intricato complesso di organi sensoriali comunicanti con il sistema visivo, il cervelletto, il tronco cerebrale e la corteccia.

In questa tesi presenteremo un modello matematico per il funzionamento del sistema vestibolare introdotto da Damiano e Rabbitt in [1] e [2]. Più precisamente analizzeremo il modo in cui tale sistema capta direzione, grandezza e proprietà temporali dei movimenti angolari della testa (in accordo con [3]).

Nel primo capitolo daremo una breve descrizione dal punto vista anatomico e funzionale dell'orecchio interno e del sistema vestibolare, per soffermarci più dettagliatamente sui canali semicircolari, gli organi responsabili della percezione delle accelerazioni angolari. Al loro interno scorre un liquido, l'endolinfa, il cui flusso, causato dall'accelerazione del capo, permette la percezione del movimento da parte del sistema nervoso (si veda [4]).

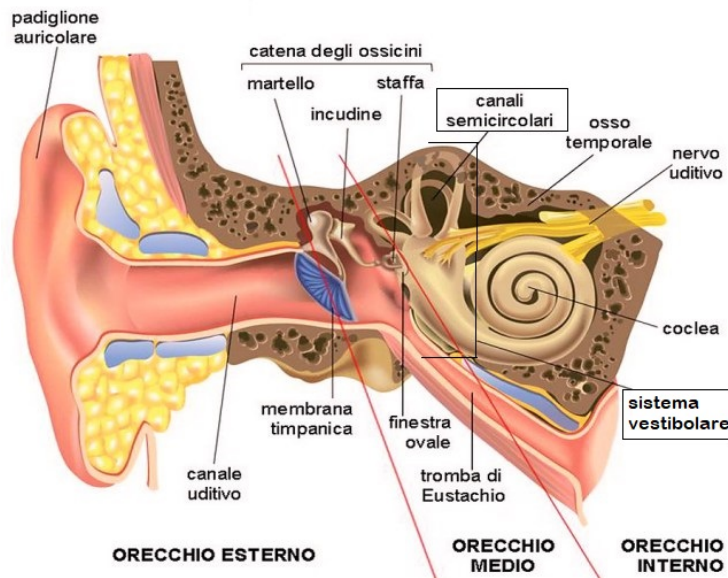


Figura 1: L'orecchio umano

Nel secondo capitolo presenteremo un modello a singolo canale in cui il flusso endolinfatico durante i movimenti della testa è esprimibile attraverso un'equazione differenziale del secondo ordine. Inoltre, analizzeremo la risposta del sistema quando è sottoposto ad un'accelerazione angolare sinusoidale.

Nel terzo capitolo riporteremo una breve derivazione delle equazioni di Navier-Stokes, partendo dalle equazioni di bilancio per i fluidi di Eulero ([5]), per poi vederne un'applicazione al modello in esame, ovvero al moto dell'endolinfa.

Infine, nel quarto capitolo presenteremo un modello matematico che considera i tre canali semicircolari come un unico sistema, in modo da poter studiare più accuratamente le interazioni che intercorrono tra i singoli dotti endolinfatici e capire come ogni movimento del capo viene decomposto dal sistema in tre componenti, ognuna associata al nervo di un singolo canale semicircolare.

Capitolo 1

Morfologia e fisiologia dell'orecchio interno

L'orecchio umano si compone di tre parti: l'orecchio esterno, l'orecchio medio e l'orecchio interno.

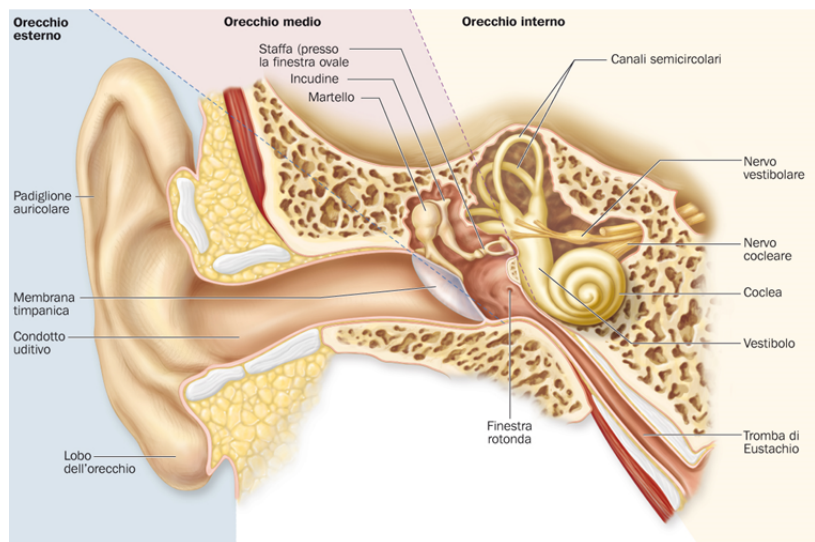


Figura 1.1: Anatomia dell'orecchio umano

Di seguito ci concentreremo solo sull'orecchio interno, detto anche *labirinto* per la sua intricata struttura di cavità e condotti connessi tra di loro. Esso presiede:

1. Morfologia e fisiologia dell'orecchio interno

- il senso dell'udito;
- il senso dell'equilibrio;
- la percezione di accelerazioni lineari e angolari.

L'orecchio interno è costituito esternamente dal labirinto osseo contenente un fluido detto *perilinf*a e, più internamente, da un labirinto membranoso contenente *endolinf*a. L'orecchio interno comprende la *coclea*, organo dell'udito, e il *sistema vestibolare*. Noi ci concentreremo solo sul sistema vestibolare.

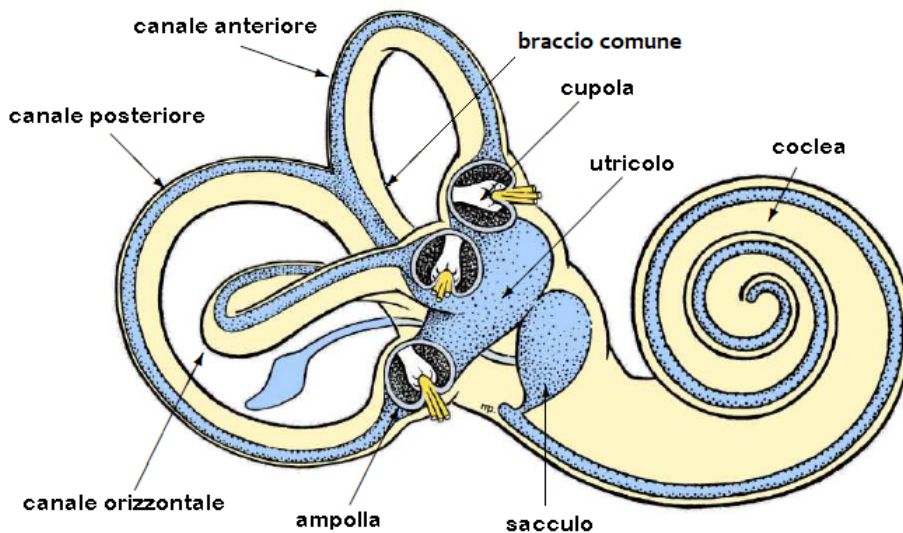


Figura 1.2: Rappresentazione schematica dell'orecchio interno con distinzione tra la membrana (in blu) e l'osso del labirinto (in giallo).

1.1 Il sistema vestibolare

Il sistema vestibolare consta di due apparati speculari, simmetrici e posti bilateralmente rispetto al piano sagittale mediano del capo (Figura 1.3); ognuno di essi è costituito da due parti principali, ovvero dagli *organi otolitici*, comprendenti *utricolo* e *sacculo*, e dai *canali semicircolari*. I primi sono

1.1. Il sistema vestibolare

sensibili alle accelerazioni lineari della testa e sono in grado di captare la posizione del capo rispetto alla gravità.

Soffermiamoci ora sui canali semicircolari.

1.1.1 I canali semicircolari

I canali semicircolari captano le accelerazioni angolari alle quali è sottoposta la testa nel corso di movimenti rotatori e trasmettono al sistema nervoso le informazioni registrate dalle cellule sensoriali.

In ciascun labirinto vi sono tre canali semicircolari: quello orizzontale (o laterale), quello anteriore (o superiore) e quello posteriore (o inferiore). I canali sono orientati perpendicolarmente uno all'altro, con il canale posteriore di un lato della testa parallelo al canale anteriore dell'altro lato. Questa disposizione spaziale consente al sistema vestibolare di rilevare le accelerazioni angolari che si verificano in uno dei tre piani dello spazio.

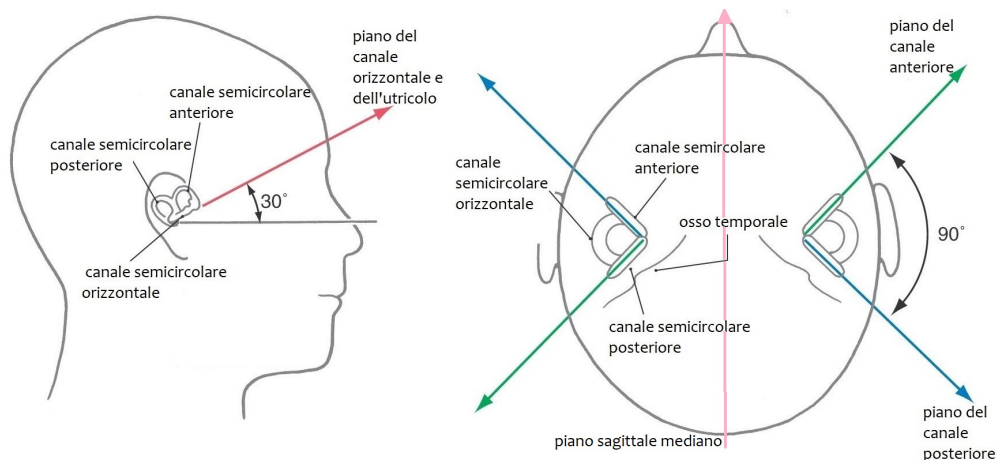


Figura 1.3: Disposizione spaziale dei canali semicircolari

Alla base di ogni canale vi è un'espansione bulbosa, l'*ampolla*, che contiene l'epitelio sensoriale, o *cresta*, che, a sua volta, contiene le cellule sensoriali

1. Morfologia e fisiologia dell'orecchio interno

ciliate. I ciuffi di cilia si estendono al di fuori della cresta in una massa gelatinosa, la *cupola*, che costituisce una barriera viscosa attraverso la quale l'endolinfa non può circolare (Figura 1.4).

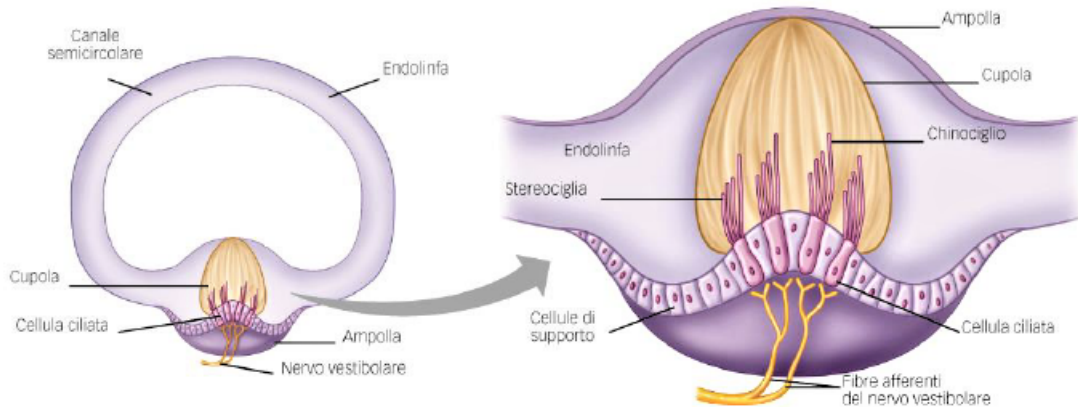


Figura 1.4: Rappresentazione di un singolo canale semicircolare

I canali semicircolari sono ripieni di endolinfa, il cui movimento eccita le creste ampollari. Quando la testa inizia a ruotare in una direzione l'inerzia dell'endolinfa in uno o più canali provoca una deflessione della cupola nel senso opposto a quello della rotazione (Figura 1.5). Si attiva la fase di eccitazione: i canali ionici si aprono e le cellule ciliate si depolarizzano, ovvero liberano una quantità maggiore di neurotrasmettitore eccitatorio, il quale attiva le fibre afferenti primarie in contatto sinaptico con le cellule ciliate.

Le informazioni captate dalle cellule sono trasmesse al sistema nervoso tramite le fibre afferenti che raggiungono il tronco encefalico tramite il nervo vestibolare.

Quando la rotazione diventa costante l'attività elettrica delle cellule ciliate ritorna quella di base, la cupola ritorna alla sua posizione iniziale verticale e il potenziale di membrana delle cellule si normalizza.

Decelerazioni angolari della testa causano, invece, una deflessione della cupola nella stessa direzione della rotazione. Ciò provoca la chiusura dei canali

1.1. Il sistema vestibolare

ionici che causa una iperpolarizzazione: si ha la cosiddetta fase di inibizione.

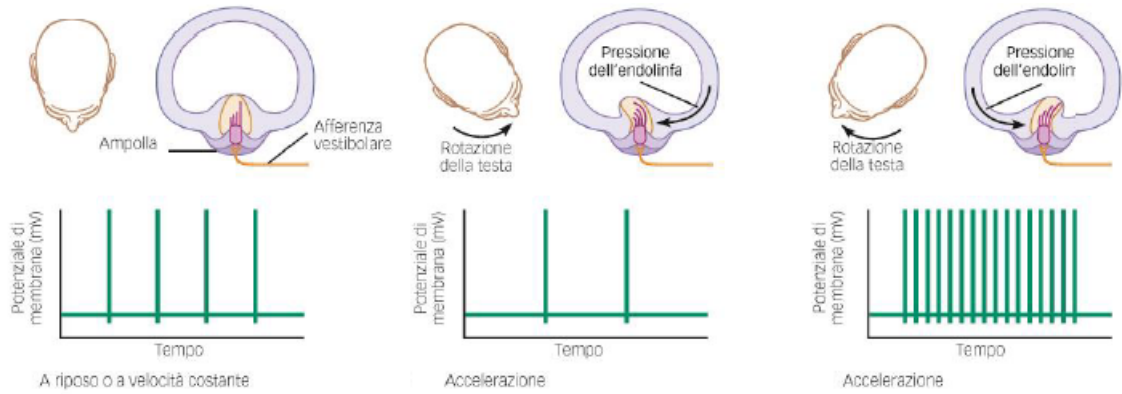


Figura 1.5: Connessione tra movimenti e spostamento endolinfa

Un'ulteriore caratteristica dei canali semicirculari è rappresentata dal fatto di essere organizzati a coppie. Ciascun canale ha un partner controlaterale: quando uno è eccitato, l'altro è inibito. Ad esempio, se la testa ruota orizzontalmente verso destra, vi è eccitamento nel canale orizzontale destro e inibizione in quello sinistro.

Capitolo 2

Equazioni differenziali del secondo ordine per il modello a singolo canale

2.1 Modello per il flusso endolinfatico

Il flusso dell'endolinfa all'interno dei canali semicircolari è stato tradizionalmente descritto come un pendolo di torsione smorzato dal modello di Steinhausen ([6]). Successivamente gli studi di Oman ([7]) e di Damiano e Rabbitt ([1], [2]) hanno fornito una descrizione più complessa e accurata delle dinamiche che governano il flusso endolinfatico.

Su queste basi si sviluppa il modello che verrà qui esposto. Esso prevede alcune assunzioni:

- la membrana del labirinto è perfettamente rigida e fermamente fissata all'osso temporale del cranio;
- nei canali scorre un incomprimibile e viscoso fluido;
- il flusso del fluido è considerato instabile;
- i canali sono considerati a geometria toroidale.

Il modello prevede la divisione del sistema dei canali semicircolari in 6 segmenti (Figura 1.2):

2. Equazione per il modello a singolo canale

- HC : canale orizzontale;
- AC : canale anteriore;
- PC : canale posteriore;
- CC : braccio comune;
- UA : utricolo anteriore;
- UP : utricolo posteriore.

In ogni segmento il flusso endolinfatico durante i movimenti della testa è descritto da un'equazione differenziale del II ordine:

$$m_i \ddot{Q}_i(t) + c_i \dot{Q}_i(t) + k_i Q_i(t) = F_i(t) \quad i = 1, \dots, 6. \quad (2.1)$$

I parametri m_i , c_i e k_i indicano rispettivamente la massa, lo smorzamento e la rigidità dell'endolinfa relativi all' i -esimo segmento, mentre Q_i rappresenta il volume dell'endolinfa spostato all'interno del canale vicino la cupola.

F_i è la forza inerziale applicata sul sistema dal movimento della testa ed è data dal seguente prodotto scalare

$$F_i(t) = -m_i X_i \cdot \frac{d\Omega(t)}{dt}, \quad (2.2)$$

dove $\frac{d\Omega(t)}{dt}$ è l'accelerazione angolare della testa e X_i è un vettore fisso che attraverso la sua direzione misura l'asse ottimale di rotazione del canale, mentre attraverso la sua norma misura la sensibilità del canale.

2.1.1 Determinazione dei parametri

Il modello qui presentato differisce dal classico modello di Steinhausen ([6]) per la determinazione dei parametri: qui vengono calcolati sulla base delle caratteristiche morfologiche, fisiche e geometriche del sistema del labirinto in accordo con [1], [2] e [8].

2.1. Modello per il flusso endolinfatico

Consideriamo una linea di corrente centrale Γ_i all'interno del segmento i -esimo e denotiamo con s la lunghezza d'arco su Γ_i .

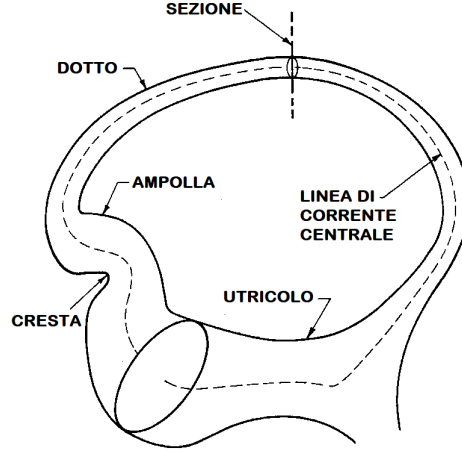


Figura 2.1: Rappresentazione schematica di un canale semicircolare

I parametri sono calcolati nel seguente modo:

$$m_i = \int_{\Gamma_i} \frac{\rho(s)}{a(s)} ds, \quad (2.3)$$

$$c_i = \lambda_\mu \int_{\Gamma_i} \frac{\mu(s)}{a(s)^2} ds, \quad (2.4)$$

$$k_i = \lambda_\gamma \int_{\Gamma_i} \frac{\gamma(s)}{a(s)^2} ds. \quad (2.5)$$

ρ è la densità del fluido, μ la viscosità, γ la rigidità di taglio, λ_μ una costante che vale circa 8π , λ_γ un'ulteriore costante e a l'area trasversale della parte del labirinto presa in considerazione.

In particolare, la massa è proporzionale all'inverso della sezione d'area, mentre lo smorzamento è proporzionale all'inverso del quadrato della sezione: ciò

2. Equazione per il modello a singolo canale

significa che sono le regioni più sottili del sistema del labirinto a determinare maggiormente il valore dei parametri.

Esplicitiamo la forza inerziale (2.2):

$$m_i X_i = \rho \int_{\Gamma_i} [r(s) \times t(s)] ds. \quad (2.6)$$

$r(s)$ rappresenta un vettore che va dall'origine del sistema-testa alla linea centrale del dotto, mentre $t(s)$ è un vettore unitario con stessa direzione dell'accelerazione angolare, considerato sempre nel sistema rigidamente connesso alla testa.

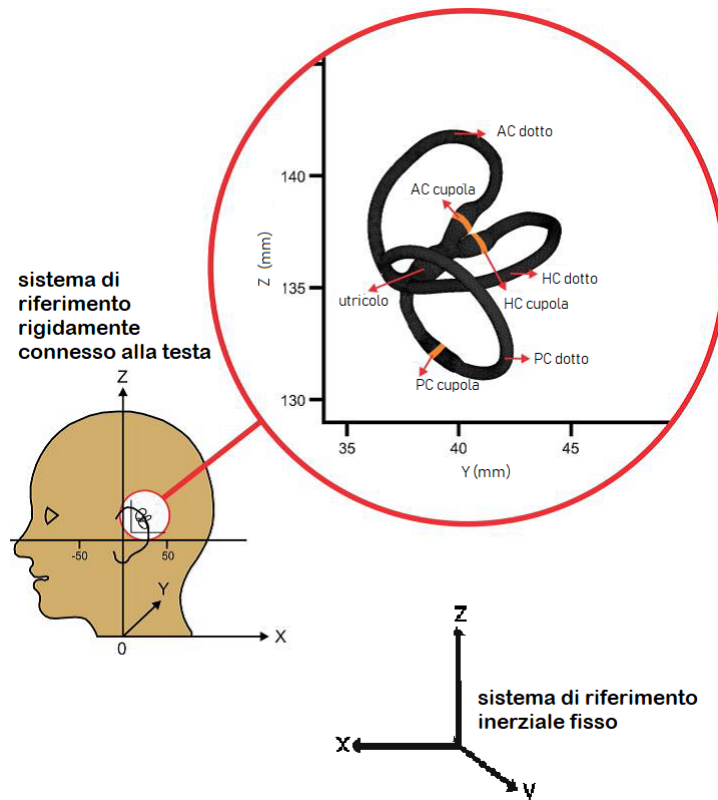


Figura 2.2: Sistema di coordinate

2.1. Modello per il flusso endolinfatico

2.1.2 Calcolo delle costanti di tempo in assenza di termini forzanti

Siamo ora interessati a calcolare l'intervallo di frequenze entro cui il sistema dei canali semicircolari traduce l'accelerazione angolare della testa nello spostamento della cupola.

Considerando l'equazione (2.1), dividendo i coefficienti per la massa e sopprimendo l'indice i otteniamo:

$$\ddot{Q}(t) + \frac{c}{m}\dot{Q}(t) + \frac{k}{m}Q(t) = \frac{F(t)}{m}. \quad (2.7)$$

Poniamo $B = \frac{c}{m}$, $C = \frac{k}{m}$ e $f(t) = \frac{F(t)}{m}$.

Sperimentalmente si è dimostrato che $B^2 \gg 4C$: ciò permette la risoluzione dell'equazione se $f = 0$,

$$\ddot{Q}(t) + \frac{c}{m}\dot{Q}(t) + \frac{k}{m}Q(t) = 0. \quad (2.8)$$

Passando per l'equazione caratteristica associata

$$\begin{aligned} \lambda^2 + B\lambda + C &= 0, \\ \lambda &= \frac{-B \pm \sqrt{B^2 - 4C}}{2}, \end{aligned}$$

otteniamo la soluzione

$$Q(t) = \alpha_1 e^{-\frac{t}{T_1}} + \alpha_2 e^{-\frac{t}{T_2}}, \quad (2.9)$$

dove

$$\frac{1}{T_1} = \frac{1}{2}(B - \sqrt{B^2 - 4C}), \quad \frac{1}{T_2} = \frac{1}{2}(B + \sqrt{B^2 - 4C}). \quad (2.10)$$

Possiamo osservare che T_2 è trascurabile nei confronti di T_1 , poichè:

$$T_1 \approx \frac{1}{B}, \quad T_2 \approx \frac{B}{C}. \quad (2.11)$$

Il modello prevede che tra le due frequenze $\omega_1 = \frac{1}{T_1}$ e $\omega_2 = \frac{1}{T_2}$ la viscosità dell'endolinfa che fluisce all'interno del dotto snello integri meccanicamente

2. Equazione per il modello a singolo canale

l'accelerazione angolare della testa per produrre uno spostamento del volume della cupola proporzionale alla velocità angolare della testa. Al di sotto della frequenza d'angolo inferiore ω_1 la risposta del sistema, sottoposto all'accelerazione della testa, è attenuata dalla rigidità della cupola. Al di sopra della frequenza d'angolo superiore ω_2 la risposta, invece, è attenuata dall'inerzia dell'endolinfa all'interno della porzione più sottile del dotto, dove l'energia cinetica è più alta (si veda [2]).

2.1.3 Termini forzanti sinusoidali

In questa sezione analizziamo la risposta del sistema costituito dai canali semicircolari se sottoposto ad un'accelerazione $f(t) = f_0 \cos(\omega t + \phi)$:

$$\ddot{Q}(t) + \frac{c}{m}\dot{Q}(t) + \frac{k}{m}Q(t) = f_0 \cos(\omega t + \phi). \quad (2.12)$$

La soluzione è

$$Q(t) = Q_0(t) + \bar{Q}(t) \quad (2.13)$$

dove

$$Q_0(t) = \alpha_1 e^{-\frac{t}{T_1}} + \alpha_2 e^{-\frac{t}{T_2}}, \quad (2.14)$$

$$\bar{Q}(t) = \beta_1 \cos(\omega t + \phi) + \beta_2 \sin(\omega t + \phi). \quad (2.15)$$

Determiniamo i coefficienti α_1 , α_2 , β_1 e β_2 sostituendo (2.14) e (2.15) in (2.12):

$$\begin{aligned} & \frac{1}{T_1^2} \alpha_1 e^{-\frac{t}{T_1}} + \frac{1}{T_2^2} \alpha_2 e^{-\frac{t}{T_2}} - \beta_1 \omega^2 \cos(\omega t + \phi) - \beta_2 \omega^2 \sin(\omega t + \phi) + \\ & + \frac{1}{T_2} \left(-\frac{1}{T_1} \alpha_1 e^{-\frac{t}{T_1}} - \frac{1}{T_2} \alpha_2 e^{-\frac{t}{T_2}} - \beta_1 \omega \sin(\omega t + \phi) + \beta_2 \omega \cos(\omega t + \phi) \right) + \\ & + \frac{1}{T_1 T_2} \left(\alpha_1 e^{-\frac{t}{T_1}} + \alpha_2 e^{-\frac{t}{T_2}} + \beta_1 \cos(\omega t + \phi) + \beta_2 \sin(\omega t + \phi) \right) = \\ & = f_0 \cos(\omega t + \phi) \end{aligned}$$

2.1. Modello per il flusso endolinfatico

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{T_1^2}\alpha_1 - \frac{1}{T_1T_2}\alpha_1 + \frac{1}{T_1T_2}\alpha_1 = 0 \quad \implies \alpha_1 = 0 \\ \frac{1}{T_2^2}\alpha_2 - \frac{1}{T_2^2}\alpha_2 + \frac{1}{T_1T_2}\alpha_2 = 0 \quad \implies \alpha_2 = 0 \\ -\beta_2\omega^2 - \frac{\beta_1\omega}{T_2} + \frac{\beta_2}{T_1T_2} = 0 \quad \implies \beta_2 = \frac{\beta_1\omega T_1}{1 - \omega^2 T_1 T_2} \\ -\beta_1\omega^2 + \frac{\beta_2\omega}{T_2} + \frac{\beta_1}{T_1T_2} = f_0 \end{array} \right. \quad (2.16)$$

Consideriamo la quarta equazione:

$$-\beta_1\omega^2 + \frac{\beta_1\omega^2 T_1}{(1 - \omega^2 T_1 T_2)T_2} + \frac{\beta_1}{T_1 T_2} = f_0 \quad (2.17)$$

$$\frac{-\omega^2(1 - \omega^2 T_1 T_2)T_1 T_2 \beta_1 + \omega^2 \beta_1 T_1^2 + (1 - \omega^2 T_1 T_2)\beta_1}{T_1 T_2 (1 - \omega^2 T_1 T_2)} = f_0 \quad (2.18)$$

$$\frac{\beta_1(-\omega^2 T_1 T_2 + \omega^4 T_1^2 T_2^2 + \omega^2 T_1^2 + 1 - \omega^2 T_1 T_2)}{T_1 T_2 (1 - \omega^2 T_1 T_2)} = f_0 \quad (2.19)$$

Otteniamo i coefficienti:

$$\beta_1 = \frac{f_0 T_1 T_2 (1 - \omega^2 T_1 T_2)}{1 + \omega^2 T_1^2 - 2\omega^2 T_1 T_2 + \omega^4 T_1^2 T_2^2}, \quad (2.20)$$

$$\beta_2 = \frac{f_0 T_1^2 T_2 \omega}{1 + \omega^2 T_1^2 - 2\omega^2 T_1 T_2 + \omega^4 T_1^2 T_2^2}. \quad (2.21)$$

La soluzione

$$Q(t) = f_0 T_1 T_2 \left(\frac{(1 - \omega^2 T_1 T_2) \cos(\omega t + \phi)}{1 + \omega^2 T_1^2 - 2\omega^2 T_1 T_2 + \omega^4 T_1^2 T_2^2} + \frac{\omega T_1 \sin(\omega t + \phi)}{1 + \omega^2 T_1^2 - 2\omega^2 T_1 T_2 + \omega^4 T_1^2 T_2^2} \right) \quad (2.22)$$

si può scrivere nella forma:

$$Q(t) = f_0 C_1 \cos(\omega t + \phi) + f_0 C_2 \sin(\omega t + \phi). \quad (2.23)$$

Poniamo

$$(C_1, C_2) = G(\cos(\omega\Phi), \sin(\omega\Phi)). \quad (2.24)$$

Allora

$$Q(t) = f_0 G(\cos(\omega t + \phi) \cos(\omega\Phi) + \sin(\omega t + \phi) \sin(\omega\Phi)) = \quad (2.25)$$

$$= f_0 G \cos(\omega t + \phi - \omega\Phi). \quad (2.26)$$

2. Equazione per il modello a singolo canale

Ora vogliamo ricavare il modulo G e il *tempo di ritardo* Φ :

$$\begin{cases} \frac{(1-\omega^2 T_1 T_2) T_1 T_2}{1+\omega^2 T_1^2 - 2\omega^2 T_1 T_2 + \omega^4 T_1^2 T_2^2} = G \cos(\omega\Phi) \\ \frac{\omega T_1^2 T_2}{1+\omega^2 T_1^2 - 2\omega^2 T_1 T_2 + \omega^4 T_1^2 T_2^2} = G \sin(\omega\Phi) \end{cases} \quad (2.27)$$

Dalla prima equazione ricaviamo G e dalla seconda:

$$\frac{\sin(\omega\Phi)}{\cos(\omega\Phi)} = \frac{T_1 \omega}{1 - \omega^2 T_1 T_2} \quad (2.28)$$

$$\Rightarrow \omega\Phi = \arctan\left(\frac{\omega T_1}{1 - \omega^2 T_1 T_2}\right) \quad (2.29)$$

$$\Rightarrow \Phi = \frac{1}{\omega} \arctan\left(\frac{\omega T_1}{1 - \omega^2 T_1 T_2}\right). \quad (2.30)$$

Allora, sapendo che

$$\sqrt{\cos^2(\omega\Phi) + \sin^2(\omega\Phi)} = 1 \quad (2.31)$$

otteniamo

$$\sqrt{\left(\frac{T_1 T_2 (1 - \omega^2 T_1 T_2)}{1 + \omega^2 T_1^2 - 2\omega^2 T_1 T_2 + \omega^4 T_1^2 T_2^2}\right)^2 \frac{1}{G^2} + \left(\frac{T_1^2 T_2 \omega}{1 + \omega^2 T_1^2 - 2\omega^2 T_1 T_2 + \omega^4 T_1^2 T_2^2}\right)^2 \frac{1}{G^2}} = 1. \quad (2.32)$$

Ricaviamo il modulo:

$$G = \frac{\sqrt{T_1^2 T_2^2 (1 - \omega^2 T_1 T_2)^2 + T_1^4 T_2^2 \omega^2}}{1 + \omega^2 T_1^2 - 2\omega^2 T_1 T_2 + \omega^4 T_1^2 T_2^2} = \quad (2.33)$$

$$= T_1 T_2 \frac{\sqrt{1 - \omega^2 (T_1 T_2)^2 + T_1^2 \omega^2}}{1 + \omega^2 T_1^2 - 2\omega^2 T_1 T_2 + \omega^4 T_1^2 T_2^2}. \quad (2.34)$$

Possiamo osservare che quando ωT_1 è piccolo modulo e *tempo di ritardo* non variano molto: $G \approx T_1 T_2$ e $\Phi \approx 0$.

In un intervallo di frequenza tra $\frac{1}{T_1}$ e $\frac{1}{T_2}$, quando ωT_2 è piccolo e ωT_1 abbastanza grande il modulo è di circa $\frac{T_1}{\omega}$ e il ritardo di fase, $\omega\Phi$, di $-\frac{\pi}{2}$. Invece, quando entrambi ωT_1 e ωT_2 sono abbastanza grandi si ottiene:

$$Q(t) = \frac{f_0}{\omega^2} \cos(\omega t + \phi). \quad (2.35)$$

2.1. Modello per il flusso endolinfatico

I risultati ottenuti trovano riscontro sperimentalmente se confrontati con i diagrammi di Bode (si veda [2]). Un diagramma di Bode è una rappresentazione grafica della risposta in frequenza di un sistema lineare tempo-invariante: consiste in due grafici che rappresentano rispettivamente il modulo e la fase della funzione complessa di risposta in frequenza. Sia nel diagramma del modulo che nel diagramma della fase l'asse delle ascisse è in scala logaritmica (base 10).

La risposta del sistema cupola-endolinfa è riportata nei seguenti diagrammi di Bode sottoponendo la testa a stimoli sinusoidali differenti in frequenza:

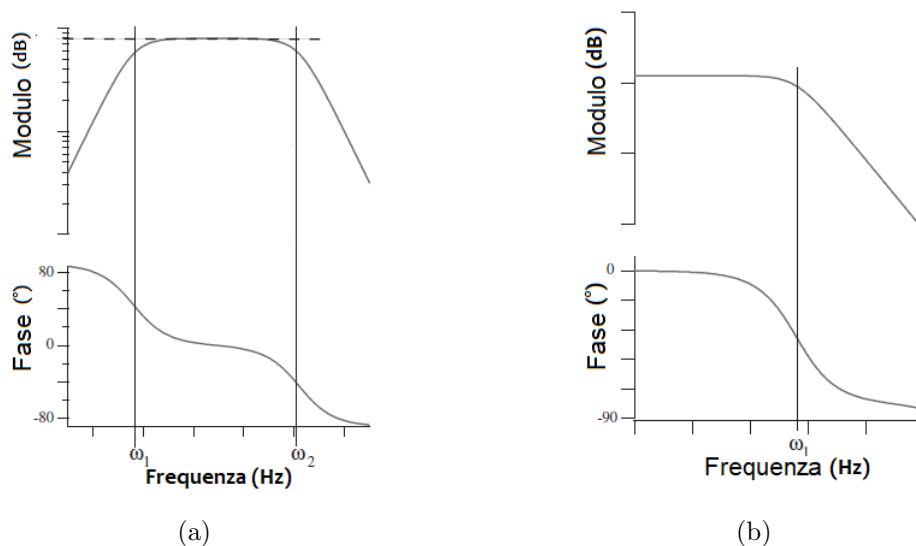


Figura 2.3: Diagrammi di Bode. Rappresentano la risposta in frequenza relativa a velocità angolare (a) e accelerazione angolare (b).

Capitolo 3

Cenni sulle equazioni di Navier-Stokes

Il moto dell'endolinfa descritto dall'equazione differenziale (2.1) è stato derivato da Damiano e Rabbitt ([1], [2]) a partire dalle equazioni di Navier-Stokes, un sistema di equazioni differenziali alle derivate parziali che descrive l'andamento del flusso per un liquido viscoso incomprimibile. Da un punto di vista fisico esse rappresentano il bilancio dei tre principi di conservazione della fisica classica (conservazione della massa, conservazione della quantità di moto, conservazione dell'energia).

In questo capitolo verrà esposta una breve derivazione di tali equazioni (si veda [5]), per poi applicarle al modello in esame.

3.1 Equazioni di Eulero

Al fine di ottenere la formulazione delle equazioni di Navier-Stokes deriviamo le equazioni di bilancio di Eulero.

Consideriamo un corpo fluido continuo occupante un volume U , i cui punti saranno indicati da $\mathbf{x}=(x, y, z)$, $\mathbf{x} \in U$, e una particella di fluido il cui moto descrive una traiettoria ben definita passante per \mathbf{x} al tempo t .

3. Cenni sulle equazioni di Navier-Stokes

Chiamiamo $u(x, t)$ la velocità della particella nel punto x al tempo t e $\rho(x, t)$ la sua densità di massa. u e ρ sono supposte abbastanza regolari da poter svolgere tutti i calcoli che andranno a seguire.

Consideriamo W una sottoregione fissa di U . La massa del fluido in W al tempo t si esprime come

$$m(W, t) = \int_W \rho(x, t) dV. \quad (3.1)$$

3.1.1 Conservazione della massa

Consideriamo W sottoregione fissa di U . La variazione della massa in W nel tempo è data da

$$\frac{dm}{dt}(W, t) = \frac{d}{dt} \int_W \rho(x, t) dV = - \int_{\partial W} \rho u \cdot n dA, \quad (3.2)$$

dove ∂W è il bordo di W , ipotizzato liscio, e n è la normale esterna definita in ogni punto di ∂W e uscente dal dominio.

Abbiamo ottenuto la forma integrale del **principio di conservazione della massa**:

$$\frac{d}{dt} \int_W \rho(x, t) dV = - \int_{\partial W} \rho u \cdot n dA. \quad (3.3)$$

Utilizziamo ora il teorema della divergenza per ottenere la forma differenziale del principio.

Teorema 3.1.1 (Teorema della divergenza). *Sia $\Omega \subseteq \mathbb{R}^3$, aperto regolare e sia n la normale esterna. Se F è un campo vettoriale di classe $C^1(\Omega)$ allora vale la formula:*

$$\int_{\Omega} \operatorname{div}(F) dV = \int_{\partial \Omega} F \cdot n dA. \quad (3.4)$$

Allora:

$$\int_W \operatorname{div}(\rho u) dV = \int_{\partial W} \rho(u \cdot n) dA. \quad (3.5)$$

3.1. Equazioni di Eulero

Da (3.3)

$$\int_W \left[\frac{\partial \rho}{\partial t} + \operatorname{div}(\rho u) \right] dV = 0. \quad (3.6)$$

Poichè questo vale per ogni W si ottiene:

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \operatorname{div}(\rho u) = 0. \quad (3.7)$$

Questa equazione è la cosiddetta **equazione di continuità**.

3.1.2 Conservazione della quantità di moto

Indichiamo con $\mathbf{x}(t) = (x(t), y(t), z(t))$ il percorso seguito da una particella di fluido. Il suo vettore velocità è quindi dato da

$$u(x(t), y(t), z(t), t) = \frac{d\mathbf{x}}{dt}(t),$$

mentre il vettore accelerazione è

$$a(t) = \frac{d^2\mathbf{x}}{dt^2}(t).$$

Usiamo le notazioni

$$u(x, y, z, t) = (h, v, w),$$
$$u_x = \frac{\partial u}{\partial x}, \quad u_y = \frac{\partial u}{\partial y}, \quad u_z = \frac{\partial u}{\partial z}, \quad u_t = \frac{\partial u}{\partial t}$$

$$\begin{aligned} \Rightarrow a(t) &= hu_x + vu_y + wu_z + u_t = \\ &= \partial_t u + u \cdot \nabla u. \end{aligned}$$

Sul fluido agiscono due tipi di forze: le forze esterne (a distanza) e le forze di tensione (di contatto).

La forza che agisce sulla superficie del fluido per unità di area è uguale a $p(\mathbf{x}, t)\mathbf{n}$, dove p indica la pressione esercitata. È una forza che agisce ortogonalmente; non ci sono forze tangenziali, quindi non iniziano rotazioni di particelle all'interno del fluido o se già ci sono, si fermano.

3. Cenni sulle equazioni di Navier-Stokes

La forza che agisce in W nel fluido per mezzo della tensione presente sul bordo è:

$$S_{\partial W} = - \int_{\partial W} p n dA. \quad (3.8)$$

Prendiamo e un vettore fisso:

$$e \cdot S_{\partial W} = - \int_{\partial W} p e \cdot n dA = \quad (3.9)$$

$$= - \int_W \operatorname{div}(pe) dV = \quad (3.10)$$

$$= - \int_W \operatorname{grad}(p) \cdot e dV \quad (3.11)$$

$$\implies S_{\partial W} = - \int_W \operatorname{grad}(p) dV. \quad (3.12)$$

Indichiamo con

$$B = \int_W \rho b dV \quad (3.13)$$

la risultante delle forze esterne, dove b è la forza su unità di massa.

La forza per unità di volume sarà uguale a $-\operatorname{grad}p + \rho b$.

Dalla legge di Newton $F = ma$ otteniamo:

$$\rho \frac{Du}{Dt} = -\operatorname{grad}p + \rho b, \quad (3.14)$$

dove $\frac{D}{Dt}$ indica la derivata totale. Abbiamo ottenuto la forma differenziale del **bilancio della quantità di moto**.

Deriviamo ora l'equazione di conservazione della quantità di moto in forma integrale.

Partendo dalla (3.14) abbiamo:

$$\rho \frac{\partial u}{\partial t} = -\rho(u \cdot \nabla u) - \nabla p + \rho b. \quad (3.15)$$

Usiamo l'equazione di continuità (3.7):

$$\frac{\partial(\rho u)}{\partial t} = -\operatorname{div}(\rho u)u - \rho(u \cdot \nabla u) - \nabla p + \rho b, \quad (3.16)$$

3.1. Equazioni di Eulero

$$e \cdot \frac{\partial(u\rho)}{\partial t} = -\operatorname{div}(\rho u)u \cdot e - \rho(u \cdot \nabla u) \cdot e - \nabla p \cdot e + \rho b \cdot e = \quad (3.17)$$

$$= -\operatorname{div}(pe + \rho u(u \cdot e)) + \rho b \cdot e. \quad (3.18)$$

Se W è una sottoregione fissa del fluido, la variazione della quantità di moto in direzione di e in W è data da:

$$e \cdot \frac{d}{dt} \int_W \rho u dV = - \int_{\partial W} (pe + \rho u(u \cdot e)) \cdot ndA + \int_W \rho b \cdot e dV. \quad (3.19)$$

Allora si ottiene:

$$\frac{d}{dt} \int_W \rho u dV = - \int_{\partial W} (pn + \rho u(u \cdot n)) dA + \int_W \rho b dV. \quad (3.20)$$

Questa è la forma integrale della **conservazione della quantità di moto**.

3.1.3 Conservazione dell'energia

Per descrivere il flusso di un fluido è necessario conoscere u , ρ e p , ovvero abbiamo bisogno di 5 equazioni. Finora ne abbiamo trovate 4: 3 equazioni scalari dalla conservazione della quantità di moto e una dall'equazione di continuità. Allora, deriviamo la conservazione dell'energia.

$$E_{tot} = E_{cin} + E_{int}, \quad (3.21)$$

dove E_{tot} indica l'energia totale, E_{int} l'energia interna e E_{cin} l'energia cinetica. Quest'ultima è data da:

$$E_{cin} = \frac{1}{2} \int_W \rho \|u\|^2 dV. \quad (3.22)$$

Enunciamo ora il teorema del trasporto che servirà nel seguito:

Teorema 3.1.2 (Teorema del trasporto). *Per ogni funzione $f=f(x,t)$ vale*

$$\frac{d}{dt} \int_{W_t} \rho f dV = \int_{W_t} \rho \frac{Df}{Dt} dV. \quad (3.23)$$

3. Cenni sulle equazioni di Navier-Stokes

Allora la variazione dell'energia cinetica in una porzione di fluido in movimento W_t è data da

$$\frac{d}{dt} E_{cin} = \frac{d}{dt} \left[\frac{1}{2} \int_{W_t} \rho \|u\|^2 dV \right] = \quad (3.24)$$

$$= \frac{1}{2} \int_{W_t} \rho \frac{D}{Dt} \|u\|^2 dV = \quad (3.25)$$

$$= \int_{W_t} \rho \left(u \cdot \left(\frac{\partial u}{\partial t} + (u \cdot \nabla)u \right) \right) dV. \quad (3.26)$$

Infatti,

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} \frac{D}{Dt} \|u\|^2 &= \frac{1}{2} \frac{\partial}{\partial t} (h^2 + v^2 + w^2) + \frac{1}{2} h \frac{\partial}{\partial x} (h^2 + v^2 + w^2) + \\ &+ \frac{1}{2} v \frac{\partial}{\partial y} (h^2 + v^2 + w^2) + \frac{1}{2} w \frac{\partial}{\partial z} (h^2 + v^2 + w^2) = \\ &= h \frac{\partial h}{\partial t} + v \frac{\partial v}{\partial t} + w \frac{\partial w}{\partial t} + h \left(h \frac{\partial h}{\partial x} + v \frac{\partial v}{\partial x} + w \frac{\partial w}{\partial x} \right) + \\ &+ v \left(h \frac{\partial h}{\partial y} + v \frac{\partial v}{\partial y} + w \frac{\partial w}{\partial y} \right) + w \left(h \frac{\partial h}{\partial z} + v \frac{\partial v}{\partial z} + w \frac{\partial w}{\partial z} \right) = \\ &= u \cdot \frac{\partial u}{\partial t} + u \cdot (u \cdot \nabla)u. \end{aligned}$$

Se il fluido è incomprimibile $E_{tot} = E_{cin}$. Inoltre, si ha:

$$\frac{d}{dt} E_{cin} = - \int_{\partial W_t} p u \cdot n dA + \int_{W_t} \rho u \cdot b dV, \quad (3.27)$$

utilizzando (3.1.1) e (3.26) otteniamo:

$$\int_{W_t} \rho u \cdot \left(\frac{\partial u}{\partial t} + u \cdot \nabla u \right) dV = - \int_{W_t} (\operatorname{div}(\rho u) - \rho u \cdot b) dV = \quad (3.28)$$

$$= - \int_{W_t} (u \cdot \nabla p - \rho u \cdot b) dV. \quad (3.29)$$

Riassumendo, per fluidi incomprimibili valgono le seguenti equazioni, dette **Equazioni di Eulero**:

$$\left\{ \begin{array}{l} \rho \frac{Du}{Dt} = -\operatorname{grad} p + \rho b \\ \frac{D\rho}{Dt} = 0 \\ \operatorname{div}(u) = 0 \\ u \cdot n = 0 \quad \text{su } \partial D \end{array} \right. \quad (3.30)$$

3.2. Equazioni di Navier Stokes

3.2 Equazioni di Navier Stokes

Consideriamo ora fluidi generici: la forza sulla superficie del fluido per unità di area ora è uguale a $-p(\mathbf{x}, t) \cdot \mathbf{n} + \sigma(\mathbf{x}, t) \cdot \mathbf{n}$. Con $\sigma(\mathbf{x}, t)$ indichiamo il tensore di tensione.

Dalla seconda legge di Newton:

$$\frac{d}{dt} \int_{W_t} \rho u dV = - \int_{\partial W_t} (p \cdot \mathbf{n} - \sigma \cdot \mathbf{n}) dA. \quad (3.31)$$

Assunzioni su σ :

- è invariante per rotazioni rigide;
- è simmetrico;
- dipende lineamente da ∇u .

Se σ è simmetrico allora dipende dalla parte simmetrica di ∇u . Indichiamo con $T = (T_{i,j})_{i,j=1,2,3}$ il tensore che rappresenta la velocità di deformazione del fluido, ovvero:

$$T_{i,j} = \frac{1}{2} \left(\frac{\partial u_i}{\partial x_j} + \frac{\partial u_j}{\partial x_i} \right).$$

Inoltre, σ dipende linearmente da T , quindi σ e T commutano e possono essere simultaneamente diagonalizzate. Poichè σ è invariante per rotazioni esiste una matrice ortogonale O tale che

$$\sigma(O \cdot \nabla u \cdot O^{-1}) = O \cdot \sigma(\nabla u) \cdot O^{-1}. \quad (3.32)$$

Quindi, gli autovalori di σ sono funzioni lineari di quelli di T e simmetrici:

$$\sigma_i = \lambda(t_1 + t_2 + t_3) + 2\mu t_i \quad i = 1, 2, 3$$

con σ_i gli autovalori di σ e t_i gli autovalori di T .

Usando (3.32) e il fatto che $\operatorname{div}(u) = t_1 + t_2 + t_3$ è possibile scrivere il tensore nella seguente forma:

$$\sigma = \lambda \operatorname{div}(u) I + 2\mu T = \quad (3.33)$$

$$= 2\mu \left[T - \frac{1}{3} \operatorname{div}(u) I \right] + \xi \operatorname{div}(u) I, \quad (3.34)$$

3. Cenni sulle equazioni di Navier-Stokes

dove μ è il I coefficiente di viscosità e ξ il II coefficiente di viscosità.

Grazie al teorema della divergenza (3.1.1) otteniamo:

$$\frac{d}{dt} \int_{W_t} \rho u dV = - \int_{\partial W_t} (p \cdot n - \sigma \cdot n) dA = \quad (3.35)$$

$$= - \int_{\partial W_t} (p \cdot n - (\lambda \operatorname{div}(u)I + 2\mu T) \cdot n) dA = \quad (3.36)$$

$$= - \int_{W_t} \operatorname{div}(p - \lambda \operatorname{div}(u)I - 2\mu T) dA \quad (3.37)$$

e per il teorema del trasporto (3.1.2) vale

$$\frac{d}{dt} \int_{W_t} \rho u dV = \int_{W_t} \rho \frac{Du}{Dt} dV. \quad (3.38)$$

Allora:

$$\rho \frac{Du}{Dt} = -\nabla p + \lambda \operatorname{div}(\operatorname{div}(u)) - 2\mu \operatorname{div}(T) = \quad (3.39)$$

$$= -\nabla p + (\lambda + \mu) \nabla(\operatorname{div}(u)) + \mu \nabla^2 u. \quad (3.40)$$

Abbiamo ottenuto le **equazioni di Navier-Stokes**:

$$\rho \frac{Du}{Dt} = -\nabla p + (\lambda + \mu) \nabla(\operatorname{div}u) + \mu \Delta u. \quad (3.41)$$

Unendo questa equazione con (3.7) e con la conservazione dell'energia, si ottiene la descrizione completa di un fluido viscoso comprimibile.

Nel caso di un fluido incomprimibile si ottengono le seguenti **equazioni di Navier-Stokes**:

$$\begin{cases} \frac{Du}{dt} = -\operatorname{grad}p' + \nu \Delta u \\ \operatorname{div}u = 0 \end{cases} \quad (3.42)$$

dove $p' = \frac{p}{\rho}$ e $\nu = \frac{\mu}{\rho}$ la viscosità cinematica.

Inoltre, $u = 0$ sulla parete del solido a riposo.

3.3 Applicazione al modello per il flusso endolinfatico

Applichiamo le equazioni di Navier-Stokes al moto dell'endolinfata all'interno dei canali semicircolari.

Assumiamo che la densità ρ sia costante in modo da considerare il fluido incomprimibile.

Consideriamo un punto fisso della testa: il suo moto è il risultato di una rotazione e di una traslazione:

$$x(t) = R(t)x(0) + r(t) \quad (3.43)$$

con $R(t)$ matrice di rotazione e $r(t)$ vettore di traslazione.

La velocità istantanea angolare della testa, ovvero la rapidità con cui la posizione del corpo cambia in funzione del tempo, è data da:

$$\Omega = R^{-1} \frac{dR}{dt}. \quad (3.44)$$

Consideriamo un sistema fisso inerziale (galileiano) non collegato alla testa e un sistema rigidamente connesso alla testa con origine il centro di gravità della testa. Se x è un punto fissato della testa utilizziamo le seguenti notazioni:

- $v(x)$ = vettore velocità rispetto al sistema inerziale;
- $u(x)$ = vettore velocità rispetto al sistema rigidamente connesso alla testa;
- $r(t)$ = posizione centro di gravità testa.

Il vettore $u(x)$ è dato da:

$$u(x) = R^{-1}v(x) - \Omega \times x - R^{-1} \frac{dr}{dt}. \quad (3.45)$$

Se G è la forza di gravità applicata al fluido le equazioni di Navier-Stokes nel nostro caso diventano:

$$\rho \frac{Dv}{Dt} = -\nabla p + \mu \Delta(v) + G. \quad (3.46)$$

3. Cenni sulle equazioni di Navier-Stokes

Al fine di determinare le incognite ρ , v e p aggiungiamo delle condizioni al bordo e le equazioni di bilancio della massa e dell'energia.

La conservazione della massa è espressa dalla seguente formula, essendo ρ costante:

$$\operatorname{div}(v) = 0. \quad (3.47)$$

Consideriamo ora la membrana del labirinto su un lato della testa come una superficie tridimensionale con bordo ∂M liscio.

La conservazione dell'energia è espressa da:

$$\frac{d}{dt} \int_M \frac{1}{2} \rho \|v\|^2 dV = \int_M (vG - \mu \|\nabla v\|^2) dV - \int_{\partial M} (pv - \mu v \cdot \nabla v) dS. \quad (3.48)$$

Nel sistema rigidamente connesso alla testa le equazioni di Navier-Stokes prendono la forma seguente:

$$\rho \frac{\partial u}{\partial t} + \rho u \cdot \nabla u = -\nabla p + \mu \Delta(u) + G - \rho A - \rho \frac{\Omega}{dt} \times x - \rho \Omega \times (\Omega \times x). \quad (3.49)$$

Nella formula (3.49) $\rho \frac{\Omega}{dt} \times x$ è la forza inerziale di rotazione, $\rho \Omega \times (\Omega \times x)$ la forza centrifuga e ρA la forza di traslazione se A indica l'accelerazione angolare.

Come condizione al bordo assumiamo che $u(x)$ sia nullo se x appartiene a ∂M . Inoltre, in ogni ampolla imponiamo

$$u(x) = \frac{\partial w(x, t)}{\partial t} \quad (3.50)$$

dove $w(x, t)$ indica lo spostamento della cupola nel punto x al tempo t .

Capitolo 4

Il modello a più canali

Il modello a singolo canale precedentemente descritto fornisce una accurata e ragionevole predizione della risposta in frequenza del sistema, associata alla codificazione dei movimenti angolari della testa. Tuttavia, il modello presenta il difetto di non considerare l'interazione presente tra i tre canali del sistema labirintico. Per questo molti autori sostengono che un approccio migliore sia quello di sviluppare un modello che consideri i tre canali insieme, come un unico sistema (si vedano [1], [2] e [8]).

4.1 Descrizione del modello a tre canali

Al fine di considerare i tre canali semicircolari come un intero sistema orientiamo i dotti in modo che abbiano la stessa orientazione nelle parti che hanno in comune: è possibile farlo cambiando solo orientazione al canale laterale (HC), poichè esso e quello posteriore (PC) non hanno parti in comune. Inoltre, per ipotesi, trascuriamo la piccola interazione che vi è tra il canale laterale e quello posteriore. L'interazione tra il canale anteriore (AC) e quello posteriore avviene, invece, tramite il braccio comune (CC), mentre l'interazione tra il canale laterale e quello anteriore si ha nell'utricolo anteriore (UA).

Definiamo il vettore $Q = (Q_{HC}, Q_{AC}, Q_{PC})^T$ dove Q_{HC}, Q_{AC}, Q_{PC} indicano

4. Il modello a più canali

rispettivamente il volume di endolinfa spostato nel canale laterale, anteriore e posteriore vicino la cupola.

La massa dell'endolinfa all'interno del sistema è rappresentata da una matrice quadrata e simmetrica di ordine 3

$$M = \begin{pmatrix} M_{HC} & m_{UA} & 0 \\ m_{UA} & M_{AC} & m_{CC} \\ 0 & m_{CC} & M_{PC} \end{pmatrix}, \quad (4.1)$$

dove gli elementi diagonali indicano $M_{HC} = m_{HC} + m_{UA}$, $M_{AC} = m_{AC} + m_{UA} + m_{CC}$ e $M_{PC} = m_{PC} + m_{CC}$. Ogni elemento m_i della matrice è calcolato dall'equazione (2.3).

Possiamo osservare che M è una matrice a diagonale dominante, quindi invertibile.

Allo stesso modo definiamo la viscosità del sistema e la rigidità attraverso le seguenti matrici:

$$C = \begin{pmatrix} C_{HC} & c_{UA} & 0 \\ c_{UA} & C_{AC} & c_{CC} \\ 0 & c_{CC} & C_{PC} \end{pmatrix}, \quad (4.2)$$

$$K = \begin{pmatrix} K_{HC} & 0 & 0 \\ 0 & K_{AC} & 0 \\ 0 & 0 & K_{PC} \end{pmatrix}. \quad (4.3)$$

C è una matrice a dominanza diagonale i cui elementi sono calcolati dalla formula (2.4), mentre K è una matrice diagonale nella quale gli elementi diagonali sono dati dall'equazione (2.5): sono entrambe invertibili.

La forza inerziale F è rappresentabile come un vettore di componenti F_{HC} , F_{AC} , F_{PC} , ognuna delle quali calcolata con la formula (2.2).

4.1. Descrizione del modello a tre canali

4.1.1 Costanti di tempo

Possiamo ora scrivere l'equazione che governa il flusso del sistema dei canali semicircolari in forma matriciale:

$$M\ddot{Q} + C\dot{Q} + KQ = F, \quad (4.4)$$

$$\ddot{Q} + M^{-1}C\dot{Q} + M^{-1}KQ = M^{-1}F. \quad (4.5)$$

Trasformiamola in un'equazione del primo ordine ponendo

$$Y = \begin{pmatrix} \dot{Q} \\ Q \end{pmatrix} \quad \text{e} \quad f = \begin{pmatrix} M^{-1}F \\ 0 \end{pmatrix},$$

ottenendo

$$\frac{dY}{dt} = AY + f \quad (4.6)$$

con

$$A = \begin{pmatrix} -M^{-1}C & -M^{-1}K \\ I_3 & 0 \end{pmatrix}. \quad (4.7)$$

Gli autovalori della matrice A sono dati dall'equazione caratteristica

$$\det(A - \lambda I_6) = \det(M^{-1}K + \lambda M^{-1}C + \lambda^2 I_3) = 0. \quad (4.8)$$

Sono valori reali in quanto vale l'ipotesi che gli elementi diagonali di C^2 siano molto più grandi degli elementi diagonali di $M^{-1}K$. Essi rappresentano le sei frequenze di risposta dei canali: sono analoghe alle due frequenze ω_1 e ω_2 calcolate in precedenza.

Nonostante la risposta di ogni singolo canale dipenda da tutte le sei costanti di tempo, Rabbitt ([1]) ha dimostrato che la risposta dell'intero sistema è dominata dalle tre costanti di tempo inferiori.

4.1.2 Sensibilità all'accelerazione e alla velocità

Supponendo che il sistema sia sottoposto ad un'accelerazione $f(t) = f_0 \cos(\omega t + \phi)$ esiste un'unica soluzione Y che ha frequenza w . Infatti, consideriamo il problema di Cauchy:

$$\begin{cases} \dot{Y} = AY + f \\ Y_0 = (i\omega - A)^{-1} f_0 e^{i\phi} \end{cases} \quad (4.9)$$

La soluzione è data da

$$Y(t) = (i\omega - A)^{-1}f(t), \quad (4.10)$$

poichè

$$Y(t) = e^{At}Y_0 + \int_0^t e^{A(t-u)}f_0e^{i\omega u+i\phi}du = \quad (4.11)$$

$$= e^{At}(Y_0 + \int_0^t e^{u(i\omega-A)}f_0e^{i\phi}du) = \quad (4.12)$$

$$= e^{At}(Y_0 + (i\omega - A)^{-1}(e^{t(i\omega-A)} - I)f_0e^{i\phi}) = \quad (4.13)$$

$$= e^{At}(Y_0 - (i\omega - A)^{-1}f_0e^{i\phi}) + (i\omega - A)^{-1}f_0e^{i\omega t+i\phi}. \quad (4.14)$$

Calcoliamo la matrice $(i\omega - A)^{-1}$ che ci dà informazioni sul modulo e sulla fase dell'intero sistema a più canali.

$$\begin{pmatrix} i\omega I + M^{-1}C & M^{-1}K \\ -I & i\omega I \end{pmatrix} \begin{pmatrix} R & S \\ T & U \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} I & 0 \\ 0 & I \end{pmatrix}. \quad (4.15)$$

Determiniamo le matrici di ordine 3 R , S , T , e U .

$$\begin{cases} (i\omega I + M^{-1}C)R + M^{-1}KT = I \\ (i\omega I + M^{-1}C)S + M^{-1}KU = 0 \\ -R + i\omega T = 0 \\ -S + i\omega U = I \end{cases} \quad (4.16)$$

$$\begin{cases} (i\omega I + M^{-1}C)(i\omega T) + M^{-1}KT = I \\ (i\omega I + M^{-1}C)(i\omega U - I) + M^{-1}KU = 0 \\ R = i\omega T \\ S = i\omega U - I \end{cases} \quad (4.17)$$

$$\begin{cases} T = ((i\omega I + M^{-1}C)(i\omega I) + M^{-1}K)^{-1} \\ U = (i\omega I + M^{-1}C)(i\omega U - I)i\omega T \\ R = i\omega T \\ S = i\omega U - I \end{cases} \quad (4.18)$$

4.1. Descrizione del modello a tre canali

Tornando all'equazione (4.4) possiamo scrivere la soluzione come

$$Q(t) = \text{Re}(TM^{-1}F(t)) = \text{Re}((K + i\omega(i\omega M + C))^{-1}F(t)) \quad (4.19)$$

con $F(t) = F_0 e^{i\omega t + \phi}$.

Come precedentemente detto, il sistema vestibolare presiede la percezione delle accelerazioni angolari. Introduciamo quindi, delle quantità matematiche che permettono lo studio della risposta del sistema cupola-endolinfa.

Come nel caso scalare per piccole frequenze ω il modulo è approssimabile a K^{-1} e la fase all'incirca 0. La *sensibilità all'accelerazione* nel canale i -esimo è definita dalla formula

$$\widetilde{AG}_i = K_i^{-1}(M_i X_i \cdot Z) \quad (4.20)$$

con Z il vettore attorno al quale avviene la rotazione e l'indice i ad indicare il canale i -esimo.

Se Z è proporzionale a X_i si ha la risposta massima da parte del sistema vestibolare, quindi una misura del modulo relativo all'accelerazione della testa è dato da $K_i^{-1}M_i||X_i||$.

Per valori intermedi di ω , invece, se $\omega C \gg K$ il modulo è circa $C^{-1}\omega^{-1}$ e la fase $-\frac{\pi}{2}$. La *sensibilità alla velocità* è espressa dalla formula

$$\widetilde{VG}_i = C'_i(M_i X_i \cdot Z) + c'_{ij}(M_j X_j \cdot Z) + c'_{ih}(M_h X_h \cdot Z) \quad (4.21)$$

con

$$C^{-1} = \begin{pmatrix} C'_{HC} & c'_{UA} & c'_{UP} \\ c'_{UA} & C'_{AC} & c'_{CC} \\ c'_{UP} & c'_{CC} & C'_{PC} \end{pmatrix}. \quad (4.22)$$

Se la rotazione angolare della testa ha frequenza ω la risposta dell'ampolla i -esima è proporzionale a ω^{-1} e a \widetilde{VG}_i .

Infine, per alte frequenze il modulo è circa $\omega^{-2}M^{-1}$ con fase π .

Il *vettore di sensibilità* associato all'ampolla i -esima è deformato in accordo con M^{-1} :

$$\widetilde{X}_i = M'_i M_i X_i + m'_{ij} M_j X_j + m'_{ih} M_h X_h \quad (4.23)$$

con

$$M^{-1} = \begin{pmatrix} M'_{HC} & m'_{UA} & m'_{UP} \\ m'_{UA} & M'_{AC} & m'_{CC} \\ m'_{UP} & m'_{CC} & M'_{PC} \end{pmatrix}. \quad (4.24)$$

Per determinare in modo più accurato i moduli e le fasi si può calcolare la matrice inversa di $L(\omega) = K + i\omega C - \omega^2 M$

$$L^{-1}(\omega) = \begin{pmatrix} L'_{HC} & L'_{UA} & L'_{UP} \\ L'_{UA} & L'_{AC} & L'_{CC} \\ L'_{UP} & L'_{CC} & L'_{PC} \end{pmatrix}. \quad (4.25)$$

Il vettore che esprime il modulo relativo alla velocità è

$$TVG_i = \omega(L'_i M_i X_i + L'_{ij} M_j X_j + L'_{ih} M_h X_h). \quad (4.26)$$

E' un vettore complesso, la cui norma rappresenta il massimo modulo relativo alla velocità per una data frequenza.

Se si vogliono calcolare il guadagno e la fase del canale i -esimo in una data direzione di rotazione Z si può procedere nel seguente modo: si normalizza il vettore Z in modo che sia reale con norma unitaria e si applica la matrice L' al vettore di componenti $M_j X_j \cdot Z$ con $j = HC, AC, PC$. Si ottiene un numero complesso che dipende da ω : la sua norma è il guadagno, mentre l'argomento è il ritardo di fase.

4.2 Codifica dell'informazione direzionale

L'utilizzo del modello a tre canali porta un notevole vantaggio, ossia la possibilità di studiare la codifica neuronale: è necessario considerare le risposte di più nervi afferenti presenti nelle ampolle per capire come l'informazione

4.2. Codifica dell'informazione direzionale

relativa alla direzione e all'ampiezza del movimento della testa sia comunicata al cervello. Il movimento viene decomposto dal sistema in tre componenti, ognuna associata al nervo di un singolo canale semicircolare.

4.2.1 Direzione di massima risposta

Il modello a tre canali permette di individuare una *direzione di massima risposta* per ogni canale: se la rotazione della testa attorno ad un asse è collineare ad una di queste direzioni si avrà un massimo spostamento di endolinfa e conseguentemente, una massima deformazione della rispettiva cupola. D'altra parte rotazioni attorno ad assi ortogonali alla direzione di massima risposta annullano la deformazione della corrispondente cupola. L'insieme dei vettori perpendicolari alla direzione di massima risposta formano il *piano nullo* del canale associato. La direzione di massima risposta è definita come il vettore \hat{n}^{max} . Il guadagno della deformazione della cupola è proporzionale al coseno dell'angolo θ tra l'asse di rotazione e il vettore \hat{n}^{max} .

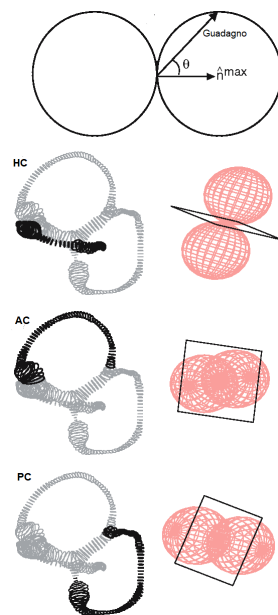


Figura 4.1: Direzioni di massima risposta. I piani indicano i *piani nulli* mentre le sfere rappresentano la risposta tridimensionale di ogni canale.

Movimenti attorno ad una direzione di massima risposta stimolano più canali simultaneamente: ciò suggerisce che il sistema di coordinate formato da tali direzioni non sia quello usato dai nervi afferenti per decomporre il movimento tridimensionale in tre componenti. Infatti, a farlo è il sistema di coordinate formato dalle *direzioni principali*.

4.2.2 Direzione principale

Due *piani nulli* si intersecano lungo una linea detta *direzione principale*. Ad esempio, rotazioni attorno alla direzione principale del canale laterale annullano la risposta del canale anteriore e posteriore mentre mantengono elevato, ma non massimo, la risposta di quello laterale. Quindi, la direzione principale di un canale è intersezione dei piani nulli degli altri due canali. Le direzioni principali sono differenti da quelle di massima risposta e dai vettori che formano il piano anatomico di ogni canale.

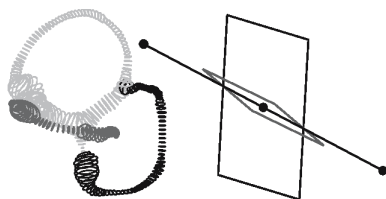


Figura 4.2: Direzioni principali. \hat{n}_{PC} è l'intersezione dei *piani nulli* di HC e AC.

Ogni accelerazione angolare $\ddot{\Omega}$ può essere decomposta come:

$$\ddot{\Omega} = \ddot{\Omega}_{HC}\hat{n}'_{HC} + \ddot{\Omega}_{AC}\hat{n}'_{AC} + \ddot{\Omega}_{PC}\hat{n}'_{PC}, \quad (4.27)$$

dove \hat{n}'_i indica la direzione principale del canale i -esimo.

L'equazione (4.27) può essere utilizzata in due modi differenti. In primo luogo per determinare l'accelerazione $\ddot{\Omega}$ a partire dalle componenti: è ciò che compie il cervello quando deve ricostruire i movimenti della testa sulle basi delle risposte dei singoli nervi afferenti.

In secondo luogo si può determinare come l'accelerazione angolare della testa

4.2. Codifica dell'informazione direzionale

è analizzata per eccitare ognuno dei tre nervi afferenti di ogni canale. Per farlo è necessario invertire l'equazione (4.27), ottenendo:

$$\begin{pmatrix} \ddot{\Omega}_{HC} \\ \ddot{\Omega}_{AC} \\ \ddot{\Omega}_{PC} \end{pmatrix} = P^{-1} \begin{pmatrix} \ddot{\Omega} \cdot \hat{n}'_{HC} \\ \ddot{\Omega} \cdot \hat{n}'_{AC} \\ \ddot{\Omega} \cdot \hat{n}'_{PC} \end{pmatrix} \quad (4.28)$$

con P la matrice

$$P = \begin{pmatrix} 1 & \hat{n}'_{AC} \cdot \hat{n}'_{HC} & \hat{n}'_{PC} \cdot \hat{n}'_{HC} \\ \hat{n}'_{AC} \cdot \hat{n}'_{HC} & 1 & \hat{n}'_{PC} \cdot \hat{n}'_{AC} \\ \hat{n}'_{PC} \cdot \hat{n}'_{HC} & \hat{n}'_{AC} \cdot \hat{n}'_{PC} & 1 \end{pmatrix}. \quad (4.29)$$

I seguenti grafici di Bode mostrano come rotazioni del capo attorno alle direzioni principali causino una risposta in elevato guadagno per un canale e l'inibizione degli altri.

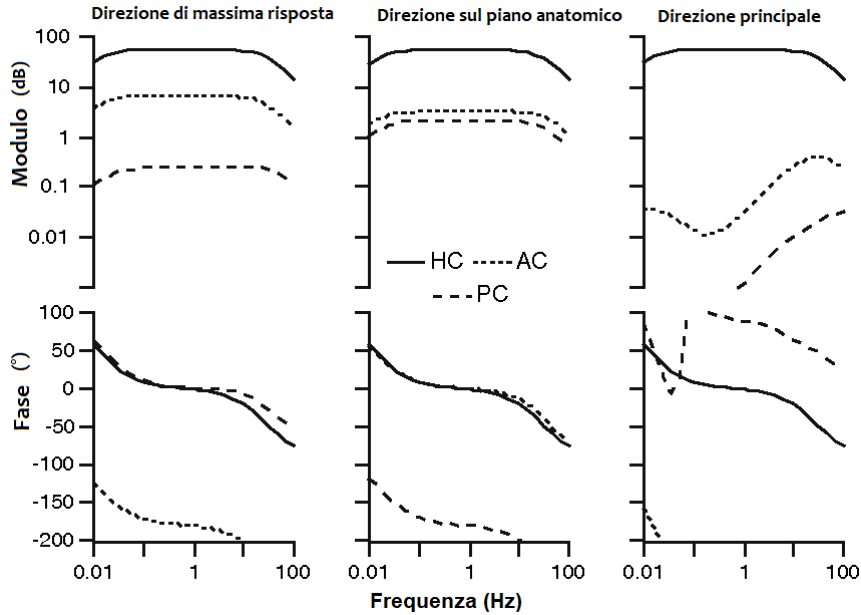


Figura 4.3: Sensibilità dei canali rispetto ai tre sistemi di riferimento

Bibliografia

- [1] Richard D. Rabbitt, *Directional coding of three-dimensional movements by the vestibular semicircular canals*, In: *Biological Cybernetics*, 1999, Vol. 80, pp. 417-431.
- [2] Richard D. Rabbitt, Edward R. Damiano, J. Wallace Grant, *Biomechanics of the semicircular canals and otolith organs*, In: *The vestibular system*, 2004, Springer, Vol. 80, pp. 153-201.
- [3] R. David, A. Stoessel, A. Berthoz, F. Spoor & D. Bennequin, *Assessing morphology and function of the semicircular duct system: introducing new in-situ visualization and software toolbox*, In: *Scientific Reports*, 2016, n. 6.
- [4] Sarah Khan, Richard G. Chang, *Anatomy of the vestibular system: A review*, In: *Neurorehabilitation*, 2013, n. 32.
- [5] Alexandre J. Chorin, Jerrold E. Marsden *A mathematical introduction to fluid mechanics*, In: *Texts in Applied Mathematics*, Springer, 1993, Vol. 4.
- [6] Steinhausen W., *Über die beobachtungen der cupula in den bognegäng-sampullen des labyrinthes des lebenden hechts*, In: *Pflügers Archiv*, 1993, Vol. 232, pp. 500-512.
- [7] Charles M. Oman, Edward N. Marcus, Ian S. Curthoys, *The influence of semicircular canal morphology on endolymph flow dynamics: An ana-*

BIBLIOGRAFIA

tomically descriptive mathematical model, In *Acta Otolaryngol (Stock)*, 1987, Vol. 103, pp. 1-13.

- [8] Marytheresa A. Ifediba, Suhrud M. Rajguru, Timothy E. Hullar, Richard D. Rabbitt, *The role of 3-canal biomechanics in angular motion transduction by the human vestibular labyrinth*, In: *Annals of Biomedical Engineering*, 2007.