
E.N.S. — 2017

Physique — MP

Mécanismes physiques de la perception auditive

I) Question préliminaire

0. L'énergie élastique d'un ressort dont l'élongation vaut d est $\frac{1}{2}kd^2$ qui, dans le cas d'un élément de cellule ciliée, prend la valeur $4,8 \times 10^{-21}$ J ; cette énergie est équivalente à une température de 350 K. Cette température, proche de la température ambiante, indique que les effets de l'agitation thermique ne pourront être négligés et que l'approche qui doit être retenue pour l'étude du problème est celle de la mécanique statistique.

Pour une température¹ de 20°C, $\frac{1}{2}\beta kd^2 = 1,1$.

II) Modèle à extension fixée

II. A) Statistique d'ouverture d'un canal et ordres de grandeur

1. L'énergie du canal fermé est $E_F(x) = \frac{1}{2}kx^2 + \epsilon_F$ et celle du canal ouvert est $E_O(x) = \frac{1}{2}k(x-d)^2 + \epsilon_O$. On en déduit que

$$E(x) = E_O(x) - E_F(x) = \frac{k}{2}((x-d)^2 - x^2) + \epsilon_O - \epsilon_F = k\left(-xd + \frac{d^2}{2}\right) + \epsilon$$

que l'on écrira

$$\underline{E(x) = -\phi(x - x_0)} \quad \text{où} \quad \underline{\phi = kd = 2,4 \text{ pN}} \quad \text{et} \quad \underline{x_0 = \frac{d}{2} + \frac{\epsilon}{kd}}. \quad (1)$$

2. La probabilité d'occupation d'un état d'énergie E pour un système en contact avec un thermostat de température T (*ensemble canonique*) est proportionnelle à $e^{-E/k_B T} = e^{-\beta E}$. Pour un système à 2 états d'énergie E_O et E_F , on note

$$Z = \sum_{\text{états}} e^{-\beta E} = e^{-\beta E_F} + e^{-\beta E_O}$$

¹ Ces études ne sont pas menées sur l'oreille humaine *in vivo*, mais en général sur le système auditif de batraciens (grenouille taureau) ou de certains lézards pour lesquels l'oreille interne est facilement accessible. Ce sont des animaux à sang froid, d'où le choix de la température ambiante et pas de 37°C.

la *fonction de partition* et la probabilité d'un état d'énergie E sera simplement

$$p(E) = \frac{1}{Z} e^{-\beta E}.$$

Pour l'état « ouvert », on obtient

$$p_O = \frac{e^{-\beta E_O}}{e^{-\beta E_O} + e^{-\beta E_F}} = \frac{1}{1 + e^{\beta(E_O - E_F)}} = \frac{1}{1 + e^{\beta E(x)}}$$

soit, finalement, avec² (1),

$$p_O = \frac{1}{1 + e^{-\Lambda(x-x_0)}} \quad \text{où} \quad \Lambda = \frac{\phi}{k_B T} = \beta k d. \quad (2)$$

3. L'allure de $p_O(x)$ est représentée ci-dessous.

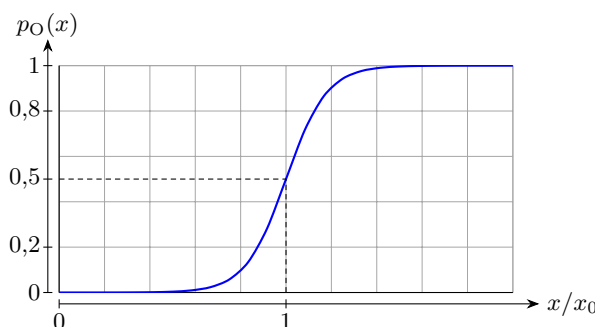


Fig. 1 : On a pris $1/\Lambda = 1,7 \text{ nm}$ et $x_0 = 19 \text{ nm}$, soit $\Lambda x_0 = \beta \epsilon + \frac{1}{2} \beta k d^2 = 11,2$.

Pour les faibles valeurs de x , le ressort est au repos et l'ouverture de canal nécessite non seulement l'apport de ϵ mais aussi l'« extension négative » du ressort, donc une somme de deux énergies positives qui rend peu probable la transition $F \rightarrow O$. Au contraire, si x est grand et que le ressort est en grande extension, l'ouverture diminue la tension et diminue l'énergie élastique du ressort d'une valeur plus grande que l'énergie ϵ d'ouverture du canal ; la transition $F \rightarrow O$ est alors favorisée.

4. La probabilité d'ouverture est égale à 0,5 lorsque $x_r = x_0$. À 20°C, avec $d = 4 \text{ nm}$, $\epsilon = 4 \times 10^{-20} \text{ J}$ et $x_r = 19 \text{ nm}$; la tension du ressort vaut alors $kx_r = 11,3 \text{ pN}$.

On peut dériver deux fois la fonction $p_O(x)$ pour obtenir

$$p_O''(x) = \frac{-\Lambda^2 e^{-\Lambda(x-x_0)}}{(1 + e^{-\Lambda(x-x_0)})^2} + \frac{2\Lambda^2 e^{-2\Lambda(x-x_0)}}{(1 + e^{-\Lambda(x-x_0)})^3} = \frac{\Lambda^2 e^{-\Lambda(x-x_0)}}{(1 + e^{-\Lambda(x-x_0)})^3} (-1 + e^{-\Lambda(x-x_0)})$$

et on constate que $p_O''(x_0) = 0$, la courbe présentant un point d'inflexion en x_0 et la pente de la courbe étant maximale en ce point. On peut donc affirmer que la tension « au repos » fixant $x_r = x_0$ est celle qui assurera le maximum de sensibilité au système auditif.

Toujours à 20°C et avec $d = 4 \text{ nm}$, $\Lambda = 0,6 \text{ nm}^{-1}$; la déflexion qui fait passer x de x_0 à $x_0 + X/\gamma$ et donne $p_O = 0,4$ est telle que

$$e^{-\Lambda \gamma X} = \frac{3}{2} \quad \text{soit} \quad \underline{X_{0,4} = -6,8 \text{ nm}}$$

et celle qui donne $p_O = 0,6$ est telle que

$$e^{-\Lambda \gamma X} = \frac{2}{3} \quad \text{soit} \quad \underline{X_{0,6} = 6,8 \text{ nm}}.$$

² Dans toute la suite, je change le signe de Λ ; c'est complètement interdit, mais c'est nettement plus logique (de plus, je pense qu'il s'agit d'une coquille).

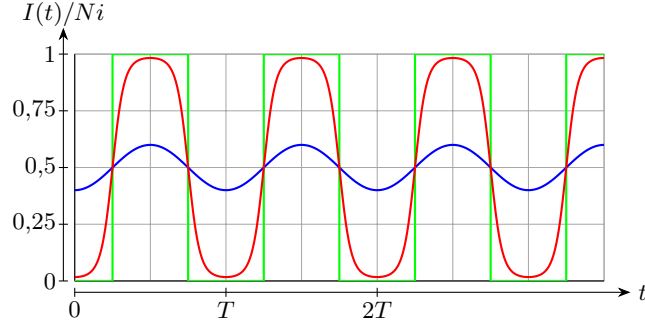


Fig. 2 : Pour fixer les esprits, on a pris $X = X_{0,6}$ (courbe bleue) et $X = 10X_{0,6}$ (courbe rouge). Pour des valeurs encore plus grande, la réponse dégénère en fonction créneau (courbe verte).

5. Le nombre de canaux ouverts lorsque l'élongation vaut $x = x_0 + \gamma X_A \cos(\omega t)$ est $N_O = p_O(x)N$ et chacun de ces canaux délivre un courant i . Le courant total sera donc

$$I(t) = N_O i = \frac{N i}{1 + e^{-\Lambda \gamma X_A \cos(\omega t)}} \quad (3)$$

dont l'allure est, selon que $\Lambda \gamma X_A \gg 1$ ou $\Lambda \gamma X_A \ll 1$,

La réponse sera fidèle si $\Lambda \gamma X_A \ll 1$ et sera facilement audible si $\Lambda \gamma X_A \gg 1$. La première situation (fidélité) est souvent préférable. Les sons « forts » sont distordus et génèrent des harmoniques de fréquences élevées.

II. B) Propriétés mécaniques de la touffe ciliaire

6. Le canal étant soit fermé, soit ouvert, la tension de chaque ressort peut prendre les deux valeurs

$$f = \begin{cases} f_F = kx & \text{si le canal est fermé;} \\ f_O = k(x - d) & \text{si le canal est ouvert.} \end{cases} \quad (4)$$

La valeur moyenne de cette tension est

$$\langle f \rangle = p_O f_O + p_F f_F = f_F - p_O (f_F - f_O)$$

soit

$$\langle f \rangle = kx + \frac{k d}{1 + e^{-\Lambda(x-x_0)}}. \quad (5)$$

7. Les N éléments étant indépendants, $F = \sum f_k$ est aussi une variable aléatoire dont la moyenne est

$$\Phi(x) = \langle F \rangle = N \langle f \rangle = N k x - \frac{N k d}{1 + e^{-\Lambda(x-x_0)}}. \quad (6)$$

L'écart-type de la somme de N variables de même écart-type σ_f vaut $\sigma_F = \sqrt{N} \sigma_f$, ce qui fait que les fluctuations relatives varient comme

$$\frac{\sigma_F}{\langle F \rangle} = \frac{\sigma_f}{\sqrt{N} \langle f \rangle}. \quad (7)$$

Cette quantité devient négligeable lorsque $N \gg 1$ et on pourra alors assimiler F à sa valeur moyenne.

8. On a $\Phi(x) = N k (x - d p_O(x))$ où

$$\frac{dp_O}{dx} = \Lambda p_O^2(x) e^{-\Lambda(x-x_0)} = \Lambda p_O^2(x) \left(\frac{1}{p_O(x)} - 1 \right) = \Lambda p_O(x) (1 - p_O(x)).$$

On en déduit que

$$K_{HH}(x) = \frac{d\Phi}{dx}(x) = Nk [1 - \Lambda dp_O(x) (1 - p_O(x))]. \quad (8)$$

9. On peut réécrire $K_{HH} = Nk - Nkdp'_O(x)$, d'où l'on tire $K'_{HH}(x) = -Nkdp''_O(x)$; $K_{HH}(x)$ est donc extrémale en x_0 (point où $p_O(x)$ présente un point d'inflexion); cet extremum est un minimum puisque $K_{HH}(0) \approx K_{HH}(\infty) = 1$ et que, partout, $K_{HH}(x) < 1$. Avec $p_O(x_0) = 1/2$, il vient

$$K_{HH,\min} = K_{HH}(x_0) = Nk \left(1 - \frac{\Lambda d}{4}\right) = Nk \left(1 - \frac{\beta k d^2}{4}\right)$$

où l'on a utilisé

Avec les valeurs proposées $\Lambda d = 2,4$ et $K_{HH,\min} = 0,41$. La courbe représentative de $K_{HH}(x)$ est

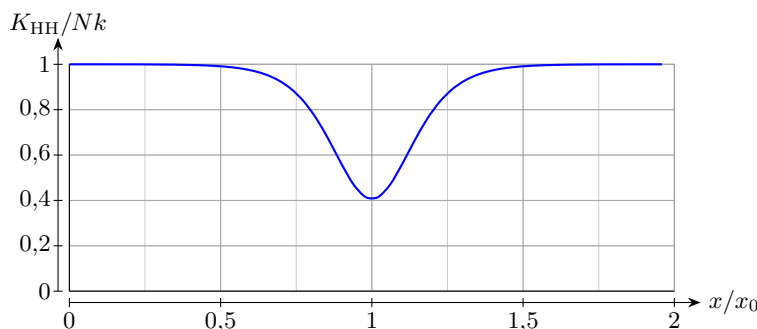


Fig. 3 : Raideur de la touffe ciliaire ($T = 20^\circ\text{C}$, $d = 4 \text{ nm}$)

10. Grossièrement, la raideur de la touffe est égale à Nk , raideur des N ressorts de raideur k en parallèle, sauf au voisinage de $x = x_0$ où la raideur chute rapidement de 50% (*amollissement* du ressort équivalent). On retrouve ici le phénomène de sensibilité maximale lorsque $x = x_0$; pour une même force, le déplacement sera deux fois plus important si $x = x_0$ que si x est très grand ou très petit.

11. Si $d > d_{\min} = \frac{2}{\sqrt{\beta k}} = 5,2 \text{ nm}$, la raideur peut devenir négative au voisinage de x_0 . Dans ce cas $\Phi(x)$ aura l'allure suivante :

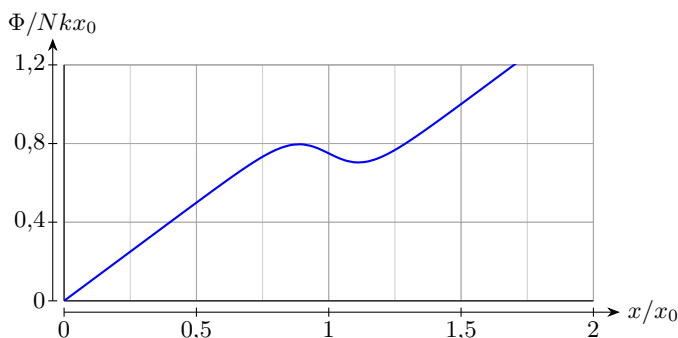


Fig. 4 : Raideur négative ; on a pris $d = 6,7 \text{ nm}$, ce qui donne $x_0 = 2d$.

12. Sur la Fig. 5, il apparaît clairement que, pour une force donnée, on peut avoir une ou trois possibilité d'extension x ; une seule si $\Phi < \Phi_m$ ou $\Phi > \Phi_M$ et trois si $\Phi_m < \Phi < \Phi_M$.

Si le système se trouve en équilibre en x sous l'effet d'une force F , alors la tension des ressorts équilibre cette force et $T = \Phi(x) = F$.

Lorsqu'une perturbation fait varier faiblement l'allongement qui passe de x à $x + \delta x$, la force F étant inchangée, le système n'est plus à l'équilibre puisque la tension qui vaut maintenant $\Phi(x + \delta x)$ diffère de F .

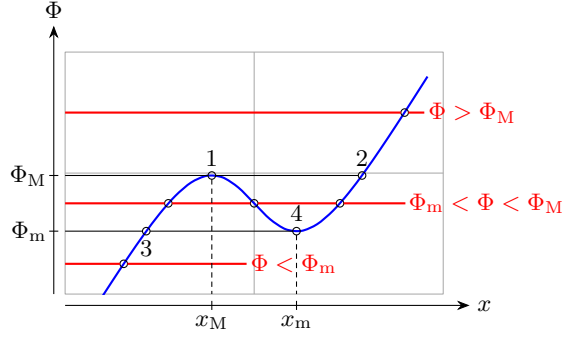


Fig. 5 : Points d'équilibre

Le système revient vers sa position d'équilibre si la tension l'emporte sur la force lorsque $\delta x > 0$ et vice-versa si $\delta x < 0$. La condition de stabilité sera donc

$$\delta x(\Phi(x + \delta x) - F) > 0 \quad \text{soit} \quad \delta x(\Phi(x + \delta x) - \Phi(x)) = K_{HH}\delta x^2 > 0.$$

La partie de raideur négative est donc instable.

Pour $\Phi_m < \Phi < \Phi_M$, le système est bien *bistable*.

13. Pour que les forces correspondant à $p_O = 0,01$ et $p_O = 0,99$ soient en dehors de l'intervalle $[\Phi_m, \Phi_M]$, il faut $d < 7,33$ nm. On prendra $d = 4$ nm pour l'évolution « normale » et $d = 6,7$ nm pour l'évolution à raideur négative.

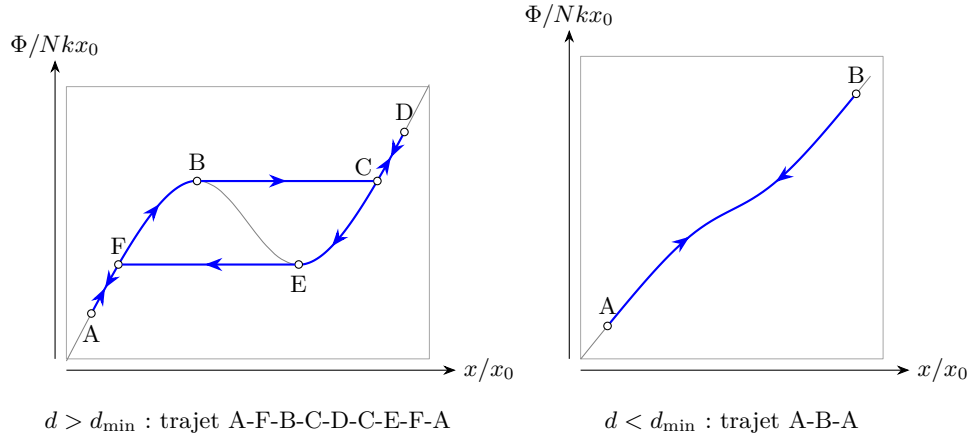


Fig. 6 : Hystérésis

La bistabilité introduit une évolution en hystérésis dans le cas $d > d_{\min}$.

14. L'ouverture d'un canal réduit l'allongement du ressort correspondant et diminue la tension qu'il subit. Pour que l'ensemble des tensions des ressorts continue à compenser exactement la force F , les tensions de tous les autres ressorts doivent augmenter et l'allongement de tous les ressorts s'accroît. Dès lors, leur probabilité d'ouverture est plus grande et les autres canaux sont « plus » susceptibles de s'ouvrir.

Si d est « assez » petit, l'ouverture d'un canal modifie peu la probabilité d'ouverture des autres canaux et l'évolution est continue (schéma de droite sur la Fig. 6).

Si d devient « trop » grand, et l'ouverture d'un canal peut entraîner en cascade l'ouverture des autres dès que l'on s'approche (en partant de A sur le schéma de gauche de la Fig. 6) des zones où p_O augmente rapidement (au voisinage de x_0) : en B, l'ouverture d'un canal supplémentaire augmente alors beaucoup l'allongement des autres et accroît tant leur probabilité d'ouverture que presque tous les canaux s'ouvrent et l'allongement fait un bond discontinu en C. Après cela, l'allongement augmente pratiquement proportionnellement à l'accroissement de force (fonction quasi-affine).

Le raisonnement est le même lorsque F décroît ; la catastrophe survient lorsque le raccourcissement dû à la fermeture d'un canal est assez grand ($d > d_{\min}$) et que la probabilité d'ouverture diminue rapidement.

III) Réponse en fréquence de la touffe ciliaire

III. A) Dynamique d'une touffe ciliaire libre et acouphènes

15. Question étrange : la force $\Phi(x)$ est la tension résultantes des N ressorts en parallèle lorsque l'allongement d'équilibre est x et elle est évidemment dirigée dans le sens opposé à l'allongement, donc $\Phi = -\Phi(x)\mathbf{e}_x$ et cette tension s'oppose exactement à la force $\mathbf{F} = +F\mathbf{e}_x$ appliquée à la touffe ciliaire.

La position d'équilibre sera x_0 pour

$$F_c = \Phi(x_0) = Nk \left(x_0 - \frac{d}{2} \right), \quad (9)$$

par (6). Suite à la discussion du 12., la position sera stable si $K_{\text{HH}}(x_0) > 0$, donc si $d < d_{\min}$ déterminé au 11.

16. L'équation du mouvement est

$$m \frac{d^2x}{dt^2} = -\Phi(x) - \lambda \frac{dx}{dt}.$$

En ordre de grandeur, le terme d'accélération se mesure par mx/τ^2 et le terme de freinage par $\lambda x/\tau$. Le rapport de ces deux termes est donc de l'ordre de

$$\frac{\left| m \frac{d^2x}{dt^2} \right|}{\left| \lambda \frac{dx}{dt} \right|} \sim \frac{m}{\lambda \tau} \ll 1.$$

On peut donc négliger le premier terme ce qui réduit l'équation différentielle à

$$\lambda \frac{dx}{dt} + \Phi(x) = 0. \quad (10)$$

17. L'état sera stationnaire si $\dot{x}_0 = 0$, ce qui impose $x = x_0$, soit $a = b$, et si $\dot{x} = 0$, ce qui fixe $\Phi(x) = \Phi(x_0) = F_c = 0$, soit $a = b = \frac{d}{2}$ par (9).

18. On a évidemment $y - y_0 = x - x_0$ et on peut donc écrire, au premier ordre en y et y_0 ,

$$\frac{Nkd}{1 + e^{-\Lambda(x-x_0)}} = \frac{Nkd}{2 - \Lambda(y - y_0)} = \frac{Nkd}{2} \left(1 + \frac{1}{2} \Lambda(y - y_0) \right)$$

ce qui, porté dans (10), donne, avec (6),

$$\lambda \frac{dx}{dt} + \Phi(x) = \lambda \frac{dy}{dt} + Nk \left(y + \frac{d}{2} \right) - \frac{Nkd}{2} - \frac{Nkd}{4} \Lambda(y - y_0)$$

soit

$$\frac{dy}{dt} = -\frac{Nk}{\lambda} \left[\left(1 - \frac{\Lambda d}{4} \right) y + \frac{\Lambda d}{4} y_0 \right]. \quad (11)$$

On posera donc

$$\kappa = \frac{Nk}{\lambda} \quad \text{et} \quad \nu = \frac{\Lambda d}{4} = \left(\frac{d}{d_{\min}} \right)^2.$$

L'équation en y_0 est immédiate et

$$\frac{dy_0}{dt} = -\alpha(y - y_0). \quad (12).$$

19. Un régime exponentiel pour ces deux fonctions est possible si, à la fois

$$(s + \kappa(1 - \nu))C = -\kappa\nu C_0 \quad \text{et} \quad (s + \alpha)C_0 = \alpha C. \quad (13)$$

Si C et C_0 sont non nuls, cela impose $(s + \kappa(1 - \nu))(s + \alpha) = -\kappa\alpha\nu$, soit

$$s^2 + (\alpha + \kappa(1 - \nu))s + \alpha\kappa = 0. \quad (14)$$

20. Si $\kappa \gg \alpha$ et $\kappa(1 - \nu) \sim \alpha$ (donc $\nu \approx 1$ et $d \approx d_{\min}$), le discriminant de l'équation (14) vérifie

$$\sqrt{\Delta} = \sqrt{(\alpha + \kappa(1 - \nu))^2 - 4\kappa\alpha} = 2i\sqrt{\kappa\alpha} \left(1 - \frac{(\alpha + \kappa(1 - \nu))^2}{8\kappa\alpha}\right)$$

et

$$s = \frac{1}{2} \left(-(\alpha + \kappa(1 - \nu)) \pm 2i\sqrt{\kappa\alpha} \mp i \frac{(\alpha + \kappa(1 - \nu))^2}{4\sqrt{\kappa\alpha}} \right)$$

Le premier terme est d'ordre α alors que le dernier est d'ordre $\alpha\sqrt{\alpha/\kappa} \ll \alpha$. On ne tiendra donc compte que des deux premiers facteurs et

$$s = -\frac{\alpha + \kappa(1 - \nu)}{2} \pm i\sqrt{\kappa\alpha}.$$

La solution est alors oscillante ($\Im(s) \neq 0$) amortie (si $\Re(s) < 0$) ou amplifiée (si $\Re(s) > 0$).

21. La solution $x = x_0 = \frac{d}{2}$ sera stable si $\Re(s) < 0$ donc si

$$\nu < \nu_c = 1 + \frac{\alpha}{\kappa}.$$

Il se trouve donc que cette solution est stable même dans le cas où $d > d_{\min}$ (tout en en restant très proche). On remarque aussi que l'on peut écrire

$$s = \frac{\kappa}{2}(\nu - \nu_c) \pm i\sqrt{\kappa\alpha}. \quad (15)$$

En tout état de cause, on a

$$\frac{\Re(s)}{\Im(s)} \sim \sqrt{\frac{\alpha}{\kappa}} \ll 1$$

ce qui permet d'affirmer que l'atténuation du mouvement (si $\nu < \nu_c$) ou son amplification (si $\nu > \nu_c$) se fera sur des temps longs devant la période des oscillations.

On remarque que $|s| \sim \sqrt{\kappa\alpha} \gg \alpha$, ce qui permet de simplifier la deuxième relation de (13) en

$$\pm i\sqrt{\kappa\alpha}C_0 = \alpha C \quad \text{soit} \quad C = \pm i\sqrt{\frac{\kappa}{\alpha}}C_0$$

et $|C| \gg |C_0|$.

Posons alors

$$y_0 = e^{\kappa(\nu - \nu_c)t/2} \left(A e^{i\sqrt{\kappa\alpha}t} + B e^{-i\sqrt{\kappa\alpha}t} \right).$$

Pour que la solution soit réelle, il faut $B = A^*$; on note donc $A = a e^{i\phi}$ et $B = a e^{-i\phi}$ et on obtient

$$y_0 = 2a e^{\kappa(\nu - \nu_c)t/2} \cos(\sqrt{\kappa\alpha}t + \phi).$$

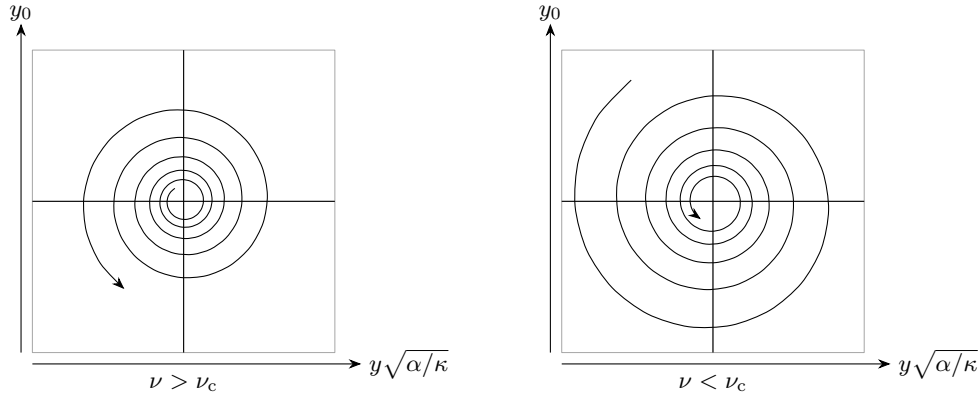


Fig. 7 : Dans le plan (y, y_0) , les trajectoires sont des spirales très aplaties parcourues dans le sens horaire

Mais alors

$$y = \sqrt{\frac{\kappa}{\alpha}} e^{\kappa(\nu - \nu_c)t/2} \left(iA e^{i\sqrt{\kappa\alpha}t} - iB e^{-i\sqrt{\kappa\alpha}t} \right)$$

et

$$y = -2a \sqrt{\frac{\kappa}{\alpha}} e^{\kappa(\nu - \nu_c)t/2} \sin(\sqrt{\kappa\alpha}t + \phi).$$

22. La pulsation « spontanée » des touffes ciliaires est

$$\sqrt{\kappa\alpha} = \sqrt{\frac{Nk\alpha}{\lambda}} = 110 \text{ s}^{-1}$$

ce qui correspond à une fréquence de 17 Hz. Si $\nu = \nu_c^+$, une perturbation minime dans l'oreille interne peut mettre les touffes ciliaires en oscillations par le phénomène d'amplification vu ci-dessus. L'amplitude se stabilise du fait des phénomènes non-linéaires mais cette non-linéarité fait apparaître des harmoniques élevées, d'où la perception de sons dont la fréquence varie d'un individu à l'autre, même si la fréquence fondamentale est, elle, inaudible.

III. B) Filtrage non linéaire

23. On doit rajouter la force $F_a(t)$ dans le second membre de (10), qui, transposé dans (11), donne

$$\frac{dy}{dt} = -\kappa((1 - \nu)y + \nu y_0) + \frac{F_a(t)}{\lambda}. \quad (16)$$

L'équation (12) est inchangée.

24. On pose $F_a(t) = 2\Re(\lambda f_0 e^{i\omega t})$ et on cherche $y = 2\Re(y_a e^{i\omega t})$ et $y_0 = 2\Re(y_{0a} e^{i\omega t})$. Les équations (12) et (16) deviennent, en notation complexe,

$$(i\omega + \kappa(1 - \nu))y_a + \kappa\nu y_{0a} = f_0 \quad \text{et} \quad (\alpha + i\omega)y_{0a} = \alpha y_a$$

soit, en combinant,

$$y_a \left[i\omega + \kappa(1 - \nu) + \kappa\nu \frac{\alpha}{\alpha + i\omega} \right] = f_0 = \frac{y_a}{\alpha + i\omega} [-\omega^2 + \kappa\alpha + i(\kappa(1 - \nu) + \alpha)\omega]$$

ou encore

$$\frac{y_a}{f_0} = \frac{i\omega + \alpha}{\kappa\alpha - \omega^2 + i\kappa\omega(\nu_c - \nu)}. \quad (17)$$

En prenant le module, on obtient finalement

$$g(\omega) = \sqrt{\frac{\omega^2 + \alpha^2}{(\kappa\alpha - \omega^2)^2 + \kappa^2\omega^2(\nu_c - \nu)^2}}. \quad (18)$$

Si $|\nu - \nu_c|$ est négligeable, le gain se simplifie en

$$g(\omega) = \frac{\sqrt{\omega^2 + \alpha^2}}{|\kappa\alpha - \omega^2|}$$

qui diverge en $\omega_0 = \sqrt{\kappa\alpha}$, c'est-à-dire lorsque la pulsation est égale à la pulsation des oscillations libres de la touffe ciliaire. Pour $\omega = \omega_0 + \Omega$ avec $|\Omega| \ll \omega_0$, on a pratiquement

$$g(\omega) = \sqrt{\frac{\omega_0^2 + \alpha^2}{4\omega_0^2\Omega^2 + \kappa^2\omega_0^2(\nu_c - \nu)^2}} = \sqrt{\frac{\nu_c}{\kappa^2(\nu - \nu_c)^2 + 4\Omega^2}}$$

qui donne l'allure de $g(\omega)$ au voisinage de $\omega = \omega_0$ avec

$$g(\omega_0) = \frac{\sqrt{\nu_c}}{\kappa|\nu - \nu_c|}.$$

Enfin on peut considérer que, presque partout, $\omega \gg \alpha$, ce qui ramène la forme (18) à celle d'un simple passe-bande

$$g(\omega) = \frac{1}{\sqrt{\omega_0^2 \left(\frac{\omega_0}{\omega} - \frac{\omega}{\omega_0} \right)^2 + \kappa^2(\nu_c - \nu)^2}}$$

sauf en $\omega = 0$ où

$$g(0) = \frac{1}{\kappa}.$$

Le facteur de qualité et la bande passante sont

$$Q = \frac{\omega_0}{\kappa|\nu - \nu_c|} = \frac{1}{|\nu - \nu_c|} \sqrt{\frac{\alpha}{\kappa}} \quad \text{et} \quad B = \frac{\omega_0}{Q} = \kappa|\nu - \nu_c|$$

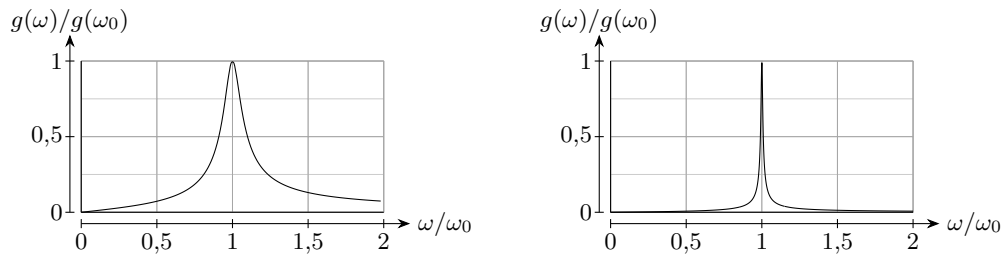


Fig. 8 : Réponse fréquentielle lorsque $\frac{\nu_c - \nu}{\nu_c} = 10^{-5}$ (à gauche) ou 10^{-6} (à droite). Les gains maxima des deux diagrammes sont en rapport 10 l'un par rapport à l'autre.

25. Dans le cas harmonique, en éliminant le terme d'ordre 3, on obtient

$$y_a (\omega_0^2 - \omega^2 + i\omega\kappa(\nu_c - \nu)) = \lambda f_0 (B_1 + i\omega B_2).$$

En comparant avec (17), on est amené à prendre

$$B_1 = \frac{\alpha}{\lambda} \quad \text{et} \quad B_2 = \frac{1}{\lambda}.$$

26. Lorsque F_a est de pulsation ω , on peut chercher $y(t) = y_0 \cos(\omega t) + y_1(t)$. Le terme non linéaire fait alors apparaître

$$\cos^3(\omega t) = \frac{1}{8} (e^{3i\omega t} + 3e^{i\omega t} + 3e^{-i\omega t} + e^{-3i\omega t}) = \frac{1}{4} (3\cos(\omega t) + \cos(3\omega t))$$

et donne donc naissance à des harmoniques d'ordre 3. Ces harmoniques, combinés au fondamental dans le terme non linéaire donnent à nouveau

$$\cos^3(3\omega t) = \frac{1}{4} (3\cos(3\omega t) + \cos(9\omega t))$$

mais aussi

$$\cos^2(\omega t) \cos(3\omega t) = \frac{1}{4} (\cos(\omega t) + 2\cos(3\omega t) + \cos(5\omega t))$$

et

$$\cos(\omega t) \cos^2(3\omega t) = \frac{1}{4} (2\cos(\omega t) + \cos(5\omega t) + \cos(7\omega t)).$$

On voit donc apparaître tous les harmoniques impairs et la solution forcée sera de la forme

$$y(t) = \sum_k y_{2k+1} e^{i(2k+1)\omega t}.$$

$y(t)$ étant réelle, on aura nécessairement $y_p^* = y_{-p}$.

27. Écrivons

$$\delta \left(\frac{dy}{dt} \right)^3 = 2\Re \left(\sum_{k \geq 0} v_{2k+1} e^{i(2k+1)\omega t} \right)$$

où les v_p sont des fonctions polynomiales des y_p et y_p^* . Alors, en projetant sur chaque exponentielle de la série,

$$y_{2k+1}(\omega_0^2 - (2k+1)^2\omega^2) + \delta v_{2k+1} = \delta_{0,k}(B_1 + i\omega B_2)\lambda f_0$$

où l'on a introduit le symbole de KRONECKER $\delta_{0,k}$ puisque le second membre de l'équation différentielle n'a qu'une composante sur le fondamental. On en tire

$$y_1 = \frac{(i\omega + \alpha)f_0 - \delta v_1}{\omega_0^2 - \omega^2} \quad \text{et} \quad y_{2k+1} = \frac{\delta v_{2k+1}}{(2k+1)^2\omega^2 - \omega_0^2}.$$

Si on admet que les δv_p restent finis, on voit que, lorsque $\omega \rightarrow \omega_0$, le facteur y_1 est le seul à diverger, de sorte que, dans le voisinage de $\omega = \omega_0$, on pourra écrire $|y_1| \gg |y_{2k+1}|$ pour $k > 0^3$.

28. Le terme de pulsation ω apparaissant dans le facteur cubique est

$$3\delta(i\omega)^3 (-y_1^2 y_1^* e^{i\omega t} + y_1^{*2} y_1 e^{-i\omega t}),$$

d'où

$$y_1(\omega_0^2 - \omega^2) + 3i\delta\omega^3 |y_1|^2 y_1 = f_0(\alpha + i\omega).$$

Pour $\omega = \omega_0$, le premier facteur disparaît et, en prenant le module,

$$3\delta\omega_0^3 |y_1|^3 = |f_0| \sqrt{\alpha^2 + \omega_0^2} \approx |f_0| \omega_0 \quad \text{soit} \quad \frac{|y_1|}{|f_0|} = \frac{1}{\sqrt[3]{3\delta\omega_0^2 |f_0|^2}}.$$

Ce gain devient arbitrairement grand lorsque $|f_0| \rightarrow 0$, mais il faut noter que $|y_1| \sim |f_0|^{1/3}$, donc la réponse diminue lorsque la stimulation décroît, mais beaucoup moins vite qu'elle.

³ Démonstration très fumeuse, l'hypothèse de δv_p fini restant absolument non démontrée !

Lorsqu'on s'éloigne de la résonance, $|y_1|$ vérifie

$$|y_1|^2 ((\omega_0^2 - \omega^2)^2 + 9\delta^2 \omega^6 |y_1|^4) = |f_0|^2 (\alpha^2 + \omega^2) \approx \omega^2 |f_0|^2$$

dont la résolution en première approximation est

$$|y_1| = \frac{\omega |f_0|}{|\omega^2 - \omega_0^2|} \quad \text{pour} \quad |\omega^2 - \omega_0^2| \gg \sqrt[3]{3\delta\omega^5 |f_0|^2}.$$

Le gain est alors indépendant de la stimulation.

Chaque groupe de touffe ciliaire est spécialisé sur une fréquence de résonance et caractérisé par $d = d_{\min}$ (ou $\nu = \nu_c$). Ainsi, toute stimulation, même très faible, dans n'importe quelle gamme de fréquence sera détectée par un groupe de touffe ciliaire ce qui assure une grande sensibilité de l'oreille dans tout le spectre audible.

III. C) Mécanisme spontané de positionnement au point critique

29. Le terme $-c/\tau$ indique que la demi-vie des cations K^+ et Ca^{2+} dans la cellule est égale à τ , leur élimination étant due au métabolisme propre de la cellule.

Le terme $J_0 p_O$ est un terme d'apport ionique du fait de l'ouverture du canal⁴.

L'ensemble des deux termes permet de définir, pour un allongement $x = \frac{d}{2} + y$ constant, la concentration en régime permanent $c_e = J_0 p_O \tau$; ainsi, chaque canal ouvert participe à hauteur de $J_0 \tau$ à la concentration ionique dans la cellule ciliée.

30. Pour $\nu \approx \nu_c$, y peut osciller spontanément et devient essentiellement une fonction sinusoïdale de pulsation ω_0 (aux harmoniques impairs supérieurs près). Si ν était constamment égal à ν_c , l'équation en concentration serait celle d'un passe-bas en régime forcé

$$\frac{dc}{dt} + \frac{c}{\tau} = J_0 a_0 + 2J_0 a_1 \Re(y_a e^{i\omega_0 t})$$

dont la solution serait

$$c(t) = C_0 e^{-t/\tau} + J_0 a_0 \tau + 2\Re\left(\frac{J_0 a_1 \tau y_a}{1 + i\omega_0 \tau} e^{i\omega_0 t}\right) \xrightarrow{\text{quelques } \tau} c_0 + \Re(c_1 e^{i\omega_0 t})$$

où c_0 et c_1 sont des constantes. Mais ces variations de $c(t)$ induisent des variations (faibles) de ν au voisinage de ν_c et $y(t)$ n'est alors plus exactement sinusoïdale, son amplitude étant, en première approximation, lentement amplifiée (si $\nu > \nu_c$) ou amortie (si $\nu < \nu_c$). On répercute alors ces variations lentes (devant la période $2\pi/\omega_0$) sur la solution $c(t)$ en faisant varier les constantes pour écrire

$$c(t) = c_0(t) + 2\Re(c_1(t) e^{i\Omega_0 t}).$$

$c(t)$ s'adapte aux variations de la forme de $y(t)$ au bout de quelques τ ; l'échelle de temps des variations de $c_0(t)$ et $c_1(t)$ sera donc τ .

Puisque c_0 et c_1 restent pratiquement constantes sur la durée d'une période $T_0 = 2\pi/\omega_0$, on aura

$$\int_t^{t+T_0} c_1(t') e^{i\omega_0 t'} dt' \approx c_1(t) \int_t^{t+T_0} e^{i\omega_0 t'} dt' = 0$$

de sorte que

$$\int_t^{t+T_0} c(t') dt' \approx \int_t^{t+T_0} c_0(t') dt' \approx c_0(t) T_0$$

⁴ Il est vraisemblable que l'on ait, comme condition, $J_0 p_O(y) \ll \omega_0 c$ et non $p_O(y=0) \ll 1$ puisque, justement, $p_O(y=0) = p_O(x_0) = \frac{1}{2}$.

et

$$c_0(t) \approx \frac{1}{T_0} \int_t^{t+T_0} c(t') dt'.$$

On a, pour les mêmes raisons et en partant de $c(t) e^{-i\omega_0 t} = c_0(t) e^{-i\omega_0 t} + c_1 + c_1^*(t) e^{-2i\omega_0 t}$,

$$\int_t^{t+T_0} c_0(t') e^{-i\omega_0 t'} dt' \approx 0 \quad \text{et} \quad \int_t^{t+T_0} c_1(t') e^{-2i\omega_0 t'} dt' \approx 0$$

donc

$$c_1(t) \approx \frac{1}{T_0} \int_t^{t+T_0} c(t') e^{-i\omega_0 t'} dt'.$$

31. On remarque tout d'abord que l'on peut écrire

$$\frac{d^2 y}{dt^2} + (\kappa(\nu_c - \nu) + \delta \dot{y}(t)^2) \frac{dy}{dt} + \omega_0^2 y = 0.$$

Comme l'atténuation ne joue de rôle que sur les temps longs (devant la période des oscillations), on pourra écrire

$$\frac{d^2 y}{dt^2} + (\kappa(\nu_c - \nu(t)) + K\delta \langle \dot{y}(t)^2 \rangle) \frac{dy}{dt} + \omega_0^2 y = 0 \quad (19)$$

où K est un facteur constant (qui sera déterminé plus loin) ; le « coefficient de frottement »

$$\mu(t) = \frac{1}{2} (\kappa(\nu_c - \nu(t)) + K\delta \langle \dot{y}(t)^2 \rangle) \quad (20)$$

varie lentement avec le temps.

On remarque ensuite que la forme donnée au lien entre ν et $c(t)$ indique que les caractéristiques de la cellule ciliée ne sont pas sensibles aux oscillations rapides du système autour de son point central qui, seul, fixe le fonctionnement du système.

On part d'une situation où $c_0(0)$ est suffisamment grand pour avoir $\nu(0) = \nu_0 - \chi c_0(0) < \nu_c$, ce qui assure que $\mu(0) > 0$; le système est donc le siège d'oscillations amorties et on suppose aussi⁵ que

$$c_0(0) > J_0 a_0 \tau.$$

En prenant la moyenne de l'équation en concentration (en éliminant tous les facteurs oscillants), on obtient l'équation d'évolution de $c_0(t)$ sous la forme

$$\frac{dc_0}{dt} = -\frac{c_0(t)}{\tau} + J_0 a_0;$$

il apparaît donc que $\dot{c}_0(0) < 0$ donc que c_0 commence par décroître et $\nu(t)$ se met à augmenter. Dans le même temps, $y(t)$ s'atténuant, la « grandeur » de $\dot{y}(t)^2$ diminue, de sorte que $\mu(t)$, partant d'une valeur positive (amortissement) décroît dans les premiers instants de l'évolution.

Pour que le système se stabilise, il faut encore supposer que⁶

$$\nu_0 - \chi c_e = \nu_0 - \chi J_0 a_0 \tau > \nu_c$$

et que l'amplitude $\dot{y}(t)$ a suffisamment diminué pour avoir $\mu < 0$ lorsque c_0 s'approche de c_e . Il existe un temps t_0 pour lequel μ change de signe et pour lequel les oscillations en y sont amplifiées. Alors $\langle \dot{y}(t)^2 \rangle$

⁵ Cette indication n'est pas fournie dans l'énoncé (à moins que $p_0 \ll 1$? ...) mais sans cela je ne sais pas comment résoudre cette question.

⁶ Même commentaire.

se met à augmenter tandis que $c(t)$ (qui tend exponentiellement vers c_e) ne varie plus que très peu ; ν reste donc presque constant, fixé à la valeur $\nu_0 - \chi J_0 a_0 \tau$, et μ se remet à croître.

Il existe ensuite un temps t_1 pour lequel $\langle \dot{y}(t)^2 \rangle$ a été suffisamment amplifié pour que le système repasse par $\mu(t_1) = 0$, après quoi on alterne des séquences d'atténuation et amplifications des oscillations⁷ de $y(t)$ qui se stabiliseront lorsque

$$\nu = \nu_e = \nu_0 - \chi J_0 a_0 \tau = \nu_c + K \delta \langle \dot{y}(t)^2 \rangle > \nu_c.$$

32. $\nu(t)$ varie sur des temps de l'ordre de τ , exponentiellement, ce qui génère, par le biais du terme $\kappa(\nu_c - \nu)\dot{y}$ toute une plage de pulsations essentiellement contenue dans l'intervalle $[\omega - 1/\tau, \omega_0 + 1/\tau]$, donc toutes très proches de ω_0 . Quand $c_0(t)$ atteint sa valeur d'équilibre (que l'on note c_0 et qui prendra dans la suite une forme un peu plus complexe que c_e introduite ci-dessus), ν pourra être considérée comme constant. Lorsque $\kappa(\nu_c - \nu) + K \delta \langle \dot{y}(t)^2 \rangle \approx 0$, l'équation se limite à $\ddot{y} + \omega_0^2 y = 0$, ce qui autorise à prendre

$$y(t) \approx 2\Re(y_a e^{i\omega_0 t}).$$

Pour déterminer le facteur K , on peut reprendre la méthode du 28. en ne gardant que les termes en $e^{i\omega t}$, ce qui donne

$$y_a(-\omega^2 + \omega_0^2) + \kappa(\nu_c - \nu)i\omega y_a + 3i\delta\omega^3|y_a|^2 y_a = 0$$

soit, en repassant en temporel,

$$\ddot{y} + \omega_0^2 y + (\kappa(\nu_c - \nu) + 3\delta\omega^2|y_a|^2)\dot{y} = 0.$$

Puisque $\langle \dot{y}(t)^2 \rangle = 2\omega^2|y_a|^2$, on trouve bien

$$\ddot{y} + \omega_0^2 y + \left(\kappa(\nu_c - \nu) + \frac{3}{2}\delta\langle \dot{y}(t)^2 \rangle \right) \dot{y} = 0$$

et $K = 3/2$.

Une autre méthode qui permet de mieux percevoir la notion d'*attracteur limite*. Dans le plan de phase $(\omega_0 y, \dot{y})$, la distance s entre l'origine O et le point représentatif du système vérifie

$$s^2 = \dot{y}^2 + \omega_0^2 y^2.$$

Lorsque $\omega = \omega_0$, c'est, au facteur $m/2$ près, l'énergie mécanique élastique du système. On a alors

$$\frac{1}{2} \frac{ds^2}{dt} = \dot{y}(\ddot{y} + \omega_0^2 y) = -\kappa(\nu_c - \nu)\dot{y}^2 - \delta\dot{y}^4.$$

On a vu que $y(t)$ tendait à s'approcher d'une solution sinusoïdale de pulsation ω_0 ; on pose donc

$$y(t) = 2y_a \cos(\omega_0 t) + \epsilon(t)$$

où $|\epsilon(t)| \ll y_a$ (on a pris ici y_a réel pour simplifier) est composé de tous les harmoniques (impairs) supérieurs. Dans le cas limite où $\epsilon(t) = 0$, on a $s^2 = 4\omega_0^2 y_a^2$, la courbe de phase limite (*attracteur*) étant un cercle de rayon $2\omega_0 y_a$.

Si maintenant $\epsilon \neq 0$, en se limitant au premier ordre en ϵ ,

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} \frac{ds^2}{dt} &= -\kappa(\nu_c - \nu)(-2\omega_0 y_a \sin(\omega_0 t) + \dot{\epsilon})^2 - \delta(-2\omega_0 y_a \sin(\omega_0 t) + \dot{\epsilon})^4 \\ &= -4\kappa(\nu_c - \nu)(\omega_0^2 y_a^2 \sin^2(\omega_0 t) - \omega_0 y_a \sin(\omega_0 t)\dot{\epsilon}) - 16\delta(\omega_0^4 y_a^4 \sin^4(\omega_0 t) - 2\omega_0^3 y_a^3 \sin^3(\omega_0 t)\dot{\epsilon}). \end{aligned}$$

⁷ Le système n'est pas sans rappeler l'oscillateur de VAN DER POL.

En prenant la moyenne sur une période, les termes de premier ordre en ϵ disparaissent puisqu'ils interviennent dans un produit d'harmoniques différents, et

$$\begin{aligned} \left\langle \frac{1}{2} \frac{ds^2}{dt} \right\rangle &= -4\kappa(\nu_c - \nu)\omega_0^2 y_a^2 \langle \sin^2(\omega_0 t) \rangle - 16\delta\omega_0^4 y_a^4 \langle \sin^4(\omega_0 t) \rangle + O(\epsilon^2) \\ &= -2\kappa(\nu_c - \nu)\omega_0^2 y_a^2 - 6\delta\omega_0^4 y_a^4 + O(\epsilon^2) \\ &= -2\omega_0^2 y_a^2 (\kappa(\nu_c - \nu) + 3\delta\omega_0^2 y_a^2) + O(\epsilon^2). \end{aligned}$$

Ainsi, en une période, le carré de la distance au centre variera de

$$\Delta s^2 = -8\pi\omega_0 y_a^2 (\kappa(\nu_c - \nu) + 3\delta\omega_0^2 y_a^2).$$

Si le système reste « autour » de la solution $2y_a \cos(\omega_0 t)$, Δs^2 ne peut qu'être nul (sinon la trajectoire s'éloignerait sans cesse de la solution voulue), ce qui impose encore

$$\kappa(\nu_c - \nu) + 3\delta\omega_0^2 y_a^2 = 0.$$

La condition de régime quasi-harmonique s'écrit donc

$$\kappa(\nu_0 - \nu_c - \chi c_0) = 3\delta\omega_0^2 |y_a|^2. \quad (21)$$

33. En prenant la moyenne de l'équation en concentration, on a, en régime quasi-permanent,

$$0 = -\frac{c_0}{\tau} + J_0 \langle p_O \rangle.$$

Si⁸ $p_O(y) = a_0 + a_1 y + a_2 y^2$, on aura $\langle p_O \rangle = a_0 + 2a_2 |y_a|^2$, d'où

$$c_0 = J_0 \tau (a_0 + 2a_2 |y_a|^2). \quad (22)$$

En combinant avec (21), on trouve

$$\underline{|y_a|^2 = \frac{\kappa(\nu_0 - \nu_c - \chi J_0 \tau a_0)}{3\delta\omega_0^2 + 2\kappa\chi J_0 \tau a_2}} \quad \text{et} \quad \underline{c_0 = J_0 \tau \frac{3\delta\omega_0^2 a_0 + 2\kappa(\nu_0 - \nu_c) a_2}{3\delta\omega_0^2 + 2\kappa\chi J_0 \tau a_2}}.$$

Le positionnement au point critique sera d'autant plus précis que

$$\underline{p_O(0) = a_0 \approx \frac{\kappa(\nu_0 - \nu_c)}{\chi J_0 \tau}}.$$

34. Chaque groupe de cellules ciliées va se positionner au voisinage immédiat de son point critique $\nu \approx \nu_c$, ce qui, on l'a vu, permet la détection de tous petits signaux, les non-linéarités permettant d'éviter de saturer lorsque les signaux sont plus grands.

⁸ Pourquoi un terme quadratique ? En x_0 , $p_O(x)$ présente un point d'inflexion ! Ne faudrait-il pas plutôt prendre $p_O(y) = a_0 + a_1 y + a_3 y^3$? Ou alors, toujours cette hypothèse assez incompréhensible de $p_O \ll 1 \dots$